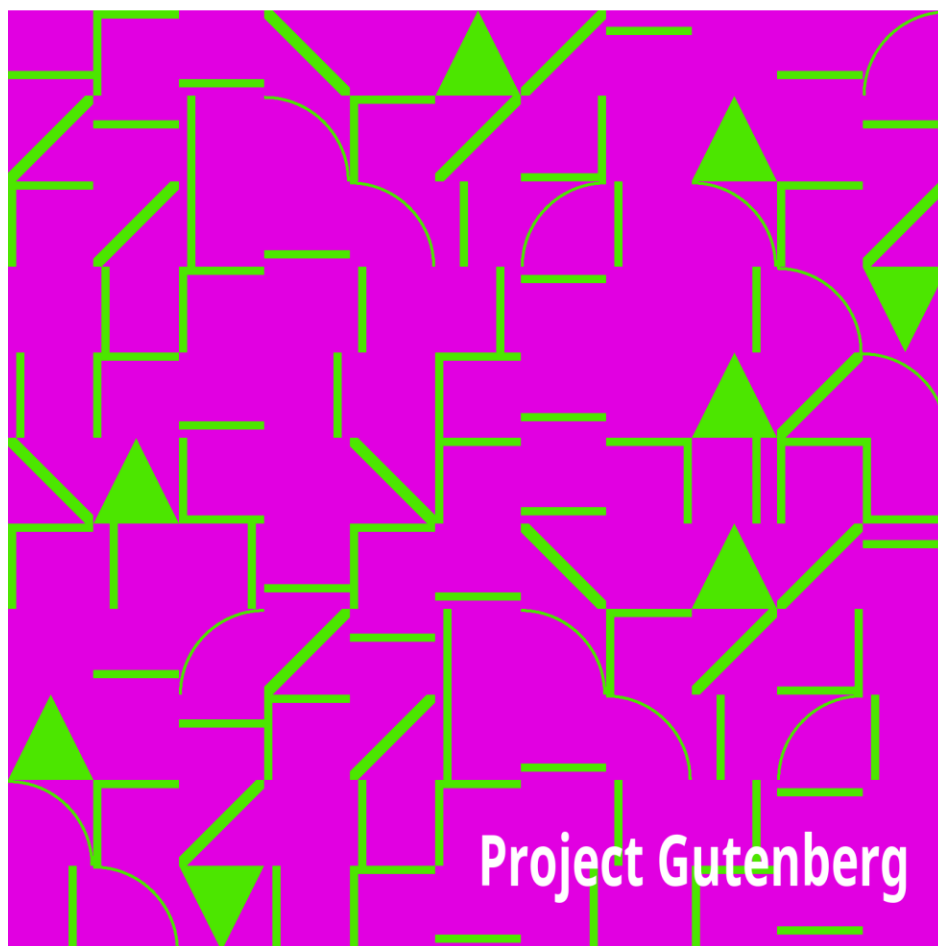


Форма и функция. Вклад в историю морфологии животных

Э. С. Рассел

Form and Function: A Contribution to the History of Animal Morphology

E. S. Russell



Электронная книга проекта "Гутенберг" о форме и функциях: вклад в историю морфологии животных

Эта электронная книга предназначена для использования любым человеком в любой точке Соединенных Штатов и большинства других частей мира бесплатно и практически без каких-либо ограничений. Вы можете скопировать его, раздать или повторно использовать в соответствии с условиями лицензии Project Gutenberg, прилагаемой к этой книге, или онлайн по адресу www.gutenberg.org. Если вы находитесь за пределами Соединенных Штатов, вам необходимо ознакомиться с законами страны, в которой вы находитесь, прежде чем использовать эту электронную книгу.

Название: Форма и функция: вклад в историю морфологии животных

Автор: Э. С. Рассел

Дата выхода: 23 января 2007 [Электронная книга №20426]

Язык: Английский

Титры: Продюсерами выступили Сюзанна Либарджер, Тургут Динсер и команда онлайн-корректоров на <http://www.pgdp.net> (Этот файл был создан на основе изображений, щедро предоставленных Интернет-архивом / Канадскими библиотеками)

*** НАЧАЛО ПРОЕКТА ЭЛЕКТРОННОЙ КНИГИ ГУТЕНБЕРГА "ФОРМА И ФУНКЦИЯ: ВКЛАД В ИСТОРИЮ МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ" ***

ФОРМА И ФУНКЦИЯ

ВКЛАД В ИСТОРИЮ МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Э. С. РАССЕЛ,
M.A., B.Sc., F.Z.S.

ИЛЛЮСТРИРОВАННЫЙ

ЛОНДОН

ДЖОН МЮРРЕЙ, АЛБЕМАРЛ-СТРИТ, У.

1916

Все права защищены

Примечание переписчика: Очевидные типографские ошибки исправлены, все остальные несоответствия в орфографии и пунктуации такие же, как в оригинале.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Эта книга не претендует на то, чтобы быть полной или детализированной историей морфологии животных: в ней не дается полного отчета ни о морфологических открытиях, ни о морфологических теориях. Моей целью было скорее привлечь внимание к существованию различных типичных подходов к проблемам формы и проследить взаимодействие теорий, которые возникли на их основе.

Основных течений морфологической мысли, на мой взгляд, три — функциональное, или синтетическое, формальное, или трансцендентальное, и материалистическое, или дезинтегративное.

Первый связан с великими именами Аристотеля, Кювье и фон Бэра и легко приводит к более открытому витализму Ламарка и Сэмюэля Батлера. Типичным представителем второго подхода является Э. Жоффруа Сент-Илер, и этот образ мыслей оказал большое влияние на развитие эволюционной морфологии.

Главным полем битвы этих двух противоположных тенденций является проблема отношения функции к форме. Является ли функция механическим результатом формы, или форма просто проявлением функции или активности? В чем суть организации жизни или активности?

Материалистический подход не является чисто биологическим, но является общим практически для всех областей мысли. Она восходит к греческим атомистам, и триумф механической науки в 19 веке побудил многих принять материализм как единственно возможный научный метод. В биологии это больше похоже на формальный, чем на функциональный подход.

В ходе написания этой книги я не скрывал своей симпатии к функциональному подходу. Мне кажется вероятным, что можно будет лучше понять реальную природу жизни и организации, сосредоточившись на активной реакции животного, проявляющейся как в поведении, так и в морфогенезе, особенно на постэмбриональных стадиях, чем уделяя внимание исключительно историческому аспекту структуры, как это принято в "чистой морфологии". Я верю, что мы добьемся прогресса в этом направлении только в том случае, если откровенно примем простую повседневную концепцию живых существ, которую многие из нас вбили себе в голову, — что они являются активными, целенаправленными агентами, а не просто сложными скоплениями белка и других веществ. Такая позиция, вероятно, столь же обоснована с философской точки зрения, как и противоположная, но в этом месте я не пытался ее как-либо оправдать. Я очень слегка коснулся противоречия между витализмом и материализмом, которое возродилось в первые годы нынешнего столетия. Она едва ли еще поддается исторической обработке, и я едва ли мог надеяться сохранить по отношению к ней то объективное отношение, которое должно характеризовать историка.

Главный результат, которого я надеюсь достичь с помощью этой книги, - демонстрация, какой бы предварительной и неполной она ни была, существенной преемственности морфологии животных со времен Аристотеля вплоть до наших дней. К сожалению, современная биология, возможно, вследствие огромных успехов, достигнутых ею в определенных направлениях, в значительной степени утратила свое историческое сознание, и если эта книга хоть в какой-то

степени поможет противодействовать этой тенденции в том, что касается морфологии животных, то она послужит своей цели.

Я в долгу перед моими друзьями доктором Джеймсом Ф. Геммиллом и профессором Дж. Артуром Томсоном за большую любезную поддержку и полезную критику. Авторство иллюстраций принадлежит моей жене, миссис Джеханне А. Рассел. Одна из них с натуры; остальные сделаны по оригинальным рисункам.

E. S. R.

Челси, 1916 год.

Содержание

ГЛАВА	Страница
I. Начала сравнительной анатомии	1
II. Сравнительная анатомия до Кювье	17
III. Кювье	31
IV. Гете	45
Против Этьена Жоффруа Сент-Илера	52
VI. Последователи Этьена Жоффруа Сент-Илера	79
VII. Немецкие трансценденталисты	89
VIII. Трансцендентальная анатомия в Англии—Ричард Овен	102
IX. Карл Эрнст фон Бер	113
X. Эмбриологический критерий	133
XI. Клеточная теория	169
XII. Завершение доэволюционного периода	190
XIII. Отношение Ламарка и Дарвина к морфологии	213
XIV. Эрнст Геккель и Карл Гегенбаур	246

XV.	Ранние теории происхождения позвоночных	268
XVI.	Зародышевые слои и эволюция	288
XVII.	Организм как историческое существо	302
XVIII.	Начала причинной морфологии	314
XIX.	Сэмюэл Батлер и теории памяти о наследственности	335
XX.	Классическая традиция в современной морфологии	345
	Индекс	365

ИЛЛЮСТРАЦИИ

РИС.		Страница
1.	Подъязычная дуга бугорка. (Оригинал.)	58
2.	"Позвонок" плевронектиды. (Жоффруа.)	61
3.	Брюшной сегмент омара. (Жоффруа.)	63
4.	Идеальный типичный позвонок. (Оуэн.)	102
5.	Естественный типичный позвонок. (Оуэн.)	103
6.	Архетип скелета позвоночных. (Оуэн.)	105
7.	Идеальное поперечное сечение эмбриона позвоночного. (Фон Бер.)	119
8.	Жаберные щели эмбриона свиньи. (Ратке.)	134
9.	Хрящ Меккеля и ушные косточки у эмбриона свиньи. (Райхерт.)	145
10.	Черепные позвонки и висцеральные дуги у эмбриона свиньи. (Райхерт.)	148
11.	Эмбриональный череп гадюки. (Ратке.)	152

12.	Поперечный разрез куриного эмбриона. (Ремак.)	211
13.	Развитие личинки асцидии (Ковалевский.)	272
14.	Поперечный разрез червя <i>Наус</i> . (Земпер.)	280
15.	Пять основных стадий онтогенеза. (Наескел.)	292

ФОРМА И ФУНКЦИЯ

ГЛАВА I

ИСТОКИ СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ

Первое имя, которое сохранилось в истории анатомии, - Алкмеон, современник Пифагора (6 век до н.э.). Его интересы, по-видимому, были скорее физиологическими, чем анатомическими. Он проследил путь главных нервов чувств к мозгу, который считал вместилищем души, и сделал несколько хороших предположений о механизме работы органов особых чувств. Он показал, что, вопреки общепринятому мнению, семенная жидкость зарождается не в спинном мозге. У него зафиксированы два сравнения: одно показывает, что половое созревание эквивалентно времени цветения растений, другое - что молоко эквивалентно яичному белку. [1] Оба демонстрируют его склонность рассматривать функциональную сторону живых существ. Последнее сравнение вновь встречается у Аристотеля.

Столетие спустя Диоген Аполлонийский дал описание венозной системы. Он также поместил центр ощущений в мозг. Он придавал жизненную силу всему живому, находясь при этом под влиянием Анаксимена, чьей примитивной материей был бесконечный воздух. Развивая эту мысль, он попытался доказать, что и рыбы, и устрицы обладают способностью дышать. [2]

Более строго морфологический аспект подчеркивается любопытным высказыванием Эмпедокла (4 век до н.э.) о том, что "волосы, листва и густое оперение птиц составляют одно целое". [3]

В собрании сочинений Гиппократ и его школы, *Corpus Hippocraticum*, ни одна часть которого не датируется позднее конца 5 века, зафиксировано множество анатомических фактов. Автор трактата "О мышцах" знал, например, что спинной мозг отличается от обычного костного мозга и имеет оболочки, непрерывные с оболочками головного мозга. У семидневных эмбрионов (!) отчетливо видны все части тела. Работа по сравнительной эмбриологии содержится в трактате "О развитии ребенка". [4]

Автору трактата "О суставах", который Литтре называет "великим хирургическим памятником древности", следует приписать первую систематическую попытку сравнительной анатомии, поскольку он сравнил скелет человека со скелетом других позвоночных.

Аристотель (384-322 гг. до н.э.) [5] можно справедливо назвать основателем сравнительной анатомии не потому, что он особенно интересовался проблемами "чистой морфологии", а потому, что он описал строение многих животных и классифицировал их научным способом. Здесь мы обсудим морфологические идеи, встречающиеся в его работах о животных — в "*Истории животных*", "*О частичном животном*" и "*О поколении животных*".

The *История животных* - наиболее всеобъемлющая работа, в некотором смысле лучший учебник зоологии, когда-либо написанный. Конечно, немногие современные учебники дают такой широкий и здравый взгляд на живые существа. Аристотель никогда не забывает, что форма и строение - всего лишь одно из многих свойств живых существ; он проявляет не меньший интерес к их поведению, экологии, распространению, сравнительной физиологии. Он проявляет особый интерес к сравнительной физиологии размножения. *Historia Animalium* содержит описание формы и строения человека и стольких животных, с которыми был знаком Аристотель, а он был знаком с поразительно большим количеством. Более поздний *De Partibus Animalium* представляет собой трактат о причинах формы и строения животных. Благодаря важности, которую Аристотель придавал конечной причине, эта работа действительно стала трактатом о функциях частей, обсуждением проблем отношения формы к функции и приспособляемости структуры.

Аристотель был довольно хорошо осведомлен о том, что каждая из больших групп животных была построена по одному плану строения, который демонстрировал бесконечные вариации "в избытке и недостатках" у разных членов группы. Но он не понимал, что этот факт общности плана сам по себе представляет проблему. Его интерес был обращен к функциональной стороне живых существ, форма была для него вторичным результатом функционирования.

И все же он знал о фактах формы, которым не мог найти места в своей теории органической формы, о фактах формы, которые не были, по крайней мере на первый взгляд, фактами функции. Таким образом, он был осведомлен об определенных фактах "корреляции", которые нельзя было объяснить сходу как связанные с корреляцией функций частей. Он знал, например, что у всех животных без передних зубов на верхней челюсти есть семядоли, в то время как у большинства животных, у которых есть передние зубы на обеих челюстях и нет рогов, семядолей нет (*De Gen.*, ii. 7).

Говоря в целом, однако, мы не находим у Аристотеля чисто морфологических концепций. Чем же тогда морфология обязана Аристотелю? Ему она обязана, во-первых, огромной массой фактов о строении животных; во-вторых, первой научной классификацией животных; [6] в-третьих, четким указанием на факт общности плана внутри каждой из больших групп; в-четвертых, попыткой объяснить определенные случаи взаимосвязи частей; пятое, содержательное различие между однородными и разнородными частями; шестое, обобщение о последовательности форм в развитии; и седьмое, первое изложение идеи *Школы искусств*.

(1) Что удивляет современного читателя "*Истории животных*", пожалуй, больше всего, так это объем и разнообразие знаний Аристотеля о животных. Он описывает более 500 видов. [7] Он знает не только обычных зверей, птиц и рыб, с которыми знаком каждый, но и очень много о каракатицах, улитках и устрицах, о крабах, раках (*Palinurus*), омахах, креветках и крабах-отшельниках, о морских ежах и морских звездах, актиниях и губки, об асцидиях (которые, похоже, немало озадачили его!). Он заметил даже рыбьих вшей и кишечных червей, как плоских, так и круглых. Из мелких наземных животных он знает великое множество насекомых и

их личинок. Не менее удивителен объем его анатомических познаний, и большая их часть явно является результатом личных наблюдений. Никто не может прочесть его рассказ о внутренней анатомии хамелеона (*Hist. Anim.*, ii.), или его описание строения каракатицы (*Hist. Anim.*, iv), или этот штрих в описании рака-отшельника (*Hist. Anim.*, iv.) — "Два больших глаза ... нет ... повернуты набок, как у крабов, но прямо вперед" — не будучи уверенным в том, что Аристотель говорит о том, что он видел. Естественно, он мало что понимал в анатомии мелких насекомых и улиток, и, по правде говоря, его, похоже, не слишком заботили детали строения. Он был слишком греком и аристократом, чтобы заботиться о кропотливых деталях.

Он не только заложил основы сравнительной анатомии, но и положил настоящее начало сравнительной эмбриологии. Медикам до него было известно много фактов о развитии человека; Аристотель, по-видимому, был первым, кто сколь-нибудь подробно изучил развитие цыпленка. Он описывает это так, как это видно невооруженным глазом, положение эмбриона на желтке, трепещущее пятно на третий день, формирование тела и больших незрячих глаз, прожилки на желтке, эмбриональные оболочки, из которых он выделил две.

(2) У Аристотеля были различные системы классификации животных. По его мнению, их можно было бы классифицировать в соответствии с их строением, способом размножения, образом жизни, способом передвижения, питанием и так далее. Таким образом, вы могли бы, в дополнение к структурным классификациям, разделить животных на стадных, одиночных и социальных, или наземных животных на троглодитов, обитателей поверхности и нор (*Hist. Anim.*, i.).

Он знал, что дихотомические классификации малоприспособлены для животных (*De Partibus*, i. 3), и он явно и во многих словах принял принцип любой "естественной" классификации, согласно которому о сходстве следует судить путем сравнения не одного, а общей суммы признаков. Как всем известно, он был первым, кто выделил большие группы животных, многие из которых уже были примерно различимы по общепринятому употреблению речи. Среди своих сангвиников он сделал немногим больше, чем с большей точностью определил границы групп, установленных популярной классификацией. Однако среди "бескровных" животных, соответствующих нашим Беспозвоночным, он установил гораздо более определенную классификацию, чем популярная, которая склонна называть их без разбора "моллюсками", "насекомыми" или "ползучими тварями". Он также вышел за рамки поверхностной популярной классификации, четко отделив китообразных от рыб. У него было некоторое представление о видах и родах в нашем понимании. Он различал многие виды каракатиц — *осьминога* (*Polypus*), которых было много видов, *эледона* (*Moschites*), у которого, как он знал, был только один ряд присосок, в то время как у *осьминога* их было два, *Argonauta*, *Nautilus*, *Sepia* и, по-видимому, *Loligo media* (= его *Teuthis*) и *L. vulgaris* (или *forbesii*), который, по-видимому, был его *Teuthos*. Он понимал принципы, которыми следует руководствоваться при оценке естественного сходства видов. Например, он знал, что кукушка похожа на ястреба. "Но, - говорит он, - у ястреба кривые когти, которых нет у кукушки, и он не похож на ястреба формой головы, но в этих отношениях больше похож на голубя, чем на ястреба, на которого он похож только своим цветом; отметины, однако, на ястребе похожи на линии, в то время как кукушка пятнистая" (*Hist. Anim.*, пер. Крессуэлла, стр. 147, Лондон, 1862).

Он выделял следующие группы: человек, живородящие четвероногие, яйцекладущие четвероногие, птицы, рыбы, китообразные, головоногие моллюски, *Malacostraca* (= высшие

ракообразные), Insecta (= кольчатые животные), Testacea (= моллюски, иглокожие, асцидии). Класс Ascalephae, включающий морских анемонов и губок, был сгруппирован с Testacea. Первые пять групп были классифицированы как сангвинические, остальные - как бескровные по наличию или отсутствию красной крови.

Помимо этих классов, "в море есть, - говорит он, - много других существ, которых невозможно разделить ни на один класс из-за их малочисленности" (Кресвелл, *loc. cit.*, стр. 90).

(3) Величайшей заслугой Аристотеля перед морфологией является его четкое признание единства плана, присущего каждой из больших групп.

Яснее всего он осознает это на примере человека и живородящих четвероногих, со строением которых он был знаком лучше всего. В *Истории животных* он берет человека за эталон и подробно описывает его внешние и внутренние части, затем рассматривает живородящих четвероногих и сравнивает их с человеком. "Какие бы части тела ни были у человека спереди, у четвероногого они есть внизу; те, что находятся сзади у человека, образуют спину четвероногого" (Крессуэлл, *loc. cit.*, стр. 26). Человекообразные обезьяны и киноцефалы сочетают в себе характеристики человека и четвероногих. Он замечает, что у всех живородящих четвероногих есть волосы. Яйцекладущие четвероногие напоминают живородящих, но у них отсутствуют некоторые органы, такие как уши с наружной ушной раковиной, молочные железы, волосы. Яйцекладущие двуногие, или птицы, также "имеют много частей тела, подобных описанным выше животным". Однако он, похоже, не понимает, что крылья птицы - это эквивалент рук или передних ног млекопитающего. Рыбы гораздо более дивергентны; у них нет ни шеи, ни конечностей, ни яичек (имеется в виду твердое яйцевидное тело, такое как семенник у млекопитающих), ни молочных желез. Вместо волос у них чешуйки.

Говоря в целом, сангвиники отличаются от человека и друг от друга своими частями тела, которые могут присутствовать или отсутствовать, или демонстрировать различия в "избытке и дефекте" или в форме. Единство плана распространяется на все основные системы органов. "Все сангвинические животные имеют либо костный, либо остистый столб. Остальные кости есть у некоторых животных, но не у других, ибо если у них есть конечности, то у них есть и принадлежащие им кости" (Крессуэлл, *loc. cit.*, стр. 60). "Живородящие животные с кровью и ногами не сильно отличаются по своим костям, скорее, по аналогии, по твердости, мягкости и размеру" (Крессуэлл, *лок. цит. по*, стр. 59). Венозная система также построена по тому же общему плану во всем Кровеносном сосуде. "У всех сангвинических животных природа и происхождение главных вен одинаковы, но множество более мелких вен не у всех одинаковы, поскольку ни части тела не имеют одинаковой природы, ни не все обладают одинаковыми частями" (Крессуэлл, *лок. цит.*, стр. 56). В первой и последней из этих трех цитат можно заметить, что Аристотель признает факт взаимосвязи между системами органов - между конечностями и костями, а также между кровеносными сосудами и частями, к которым они подходят.

Все сангвинические животные обладают определенными органами — сердцем, печенью, селезенкой, почками и так далее. Другие органы встречаются у большинства классов — пищевод и легкие. "Положение, которое занимают эти части, одинаково у всех животных [sc. Sanguinea]" (Крессуэлл, *лок. цит.*, стр. 39).

Единство плана наблюдается не только у сангвиников, но и в каждой из других больших групп. Аристотель признает, что все его каракатицы одинаковы по строению. Среди своих Malacostraca он сравнивает пункт за пунктом внешние части carabus (*Palinurus*) и astacus (*Homarus*), и он сравнивает также общую внутреннюю анатомию различных "родов", которые он выделяет. Что касается Testacea, он пишет: "Природа их внутреннего строения одинакова у всех, особенно у животных с носовыми раковинами, поскольку они различаются по размеру и соотношению избытка; одностворчатые и двустворчатые моллюски не демонстрируют особых различий" (Cresswell, *loc. cit.*, стр. 83). Есть интересное замечание о "существе, называемом карциниум" (рак-отшельник), что оно "напоминает и малакостраку, и тестацею, поскольку по своей природе это животное похоже на караби, и рождается голым" (Крессуэлл, *лок. цит. по*, стр. 85). В последней фразе мы, возможно, прочтем первое признание эмбриологического критерия.

С признанием единства плана внутри каждой группы неизбежно следует признание того, что более поздняя морфология называет гомологией частей. Части тела лошади можно сравнить одну за другой с частями тела другого живородящего четвероногого; у всех животных, принадлежащих к одному классу, части одинаковы, различаются только избытком или дефектом — эти замечания вынесены на передний план *Historia Animalium*. Вообще говоря, части, носящие одинаковое название, для Аристотеля гомологичны во всем классе. Но он идет дальше и отмечает существенное сходство, лежащее в основе различий определенных частей. Он классифицирует ногти и когти, шипы ежа и волосы как гомологичные структуры. Он говорит, что зубы связаны с костями, тогда как рога более близки к коже (*Hist. Anim.*, iii.). Это удивительно удачная догадка, учитывая, что все, на что ему приходилось опираться, - это наблюдение, что у черных животных рога черные, а зубы белые. Нельзя не восхищаться тем, как Аристотель фиксируется на, казалось бы, тривиальных и заурядных фактах и выводит из них далеко идущие следствия. Он часто ошибается, это правда, но он всегда ошибается самым грандиозным образом.

Хотя Аристотель, безусловно, признавал существование гомологий и даже испытывал к ним чувство, он не проводил четкого различия между гомологией и аналогией. Он подходит довольно близко к различию в следующем отрывке. Объяснив, что у животных, принадлежащих к одному классу, части одинаковы, различаясь только избытком или дефектом, он говорит: "Но некоторые животные не согласуются друг с другом в своих частях ни по форме, ни по избытку или дефекту, а имеют лишь аналогичное сходство, например, костяные выступы с позвоночником, ноготь с копытом, рука с клешней краба, чешуя рыбы с птичьим пером, ибо то, что является пером у птицы, является чешуей у рыбы" (Cresswell, *loc. cit.*, стр. 2). . Одно из этих сравнений, однако, является гомологией, а не аналогией, и последняя фраза ставит под сомнение весь вопрос, поскольку неясно, является ли положение или функция эквивалентными органами.

В "О частичных животных" встречается следующий отрывок: "Группы, которые различаются только степенью и более или менее идентичными элементами, которыми они обладают, объединены в единый класс; группы, признаки которых не идентичны, но аналогичны, разделены. Например, птица отличается от птицы градацией или избытком или дефектом; у одних птиц длинные перья, у других короткие, но все они покрыты перьями. Птица и Рыба более далеки друг от друга и сходятся только в наличии аналогичных органов; ибо то, что у птицы - перо, у рыбы - чешуя. Однако такие аналогии едва ли могут служить универсальными

указаниями для образования групп, поскольку почти у всех животных имеются аналогии в соответствующих частях тела". [8] Таким образом, сходство формы и структуры определяет формирование основных групп. Внутри каждой группы детали различаются только по степени, по величине или малости, мягкости и твердости, гладкости или шероховатости и тому подобному (*цитата*, i., 4, 644^b). Эти отрывки показывают, что у Аристотеля была определенная концепция гомологии, отличная от аналогии. Однако он не развивал эту идею. То, что Аристотель искал в разнообразии строения животных, и то, что он нашел, было не гомологией, а скорее общностью функций, частями с одинаковыми атрибутами. Его интересовали только *органы*, функционирующие части тела, а не просто пространственные соотношения частей.

Это ясно видно в его трактате "*О частях тела животных*", который следует за его *Историей животных* и дополняет ее. Последнее представляет собой описание многообразия форм животных, первое - трактат о функциях частей тела. Он описывает план *Изучения Животных* следующим образом: "Итак, сначала мы должны описать общие функции, общие, то есть, для всего животного царства, или для определенных больших групп, или для представителей вида. Другими словами, мы должны описать признаки, общие для всех животных, или для сообществ, подобных классу Птиц, близкородственных групп, дифференцированных по градациям, или для групп, подобных Человеку, не дифференцированных на подчиненные группы. В первом случае общие признаки могут быть названы аналогичными, во втором - родовыми, в третьем - специфическими" (i, 5, 645^b, пер. Глазеть). Пищеварительный канал является хорошим примером части, которая "аналогична" во всем животном царстве, поскольку "все животные обладают общими частями, с помощью которых они усваивают пищу и в которые они ее получают" (Крессуэлл, *лок. цит. по*, стр. 6).

The *De Partibus Animalium* по форме становится сравнительной органографией, но акцент всегда делается на функции и общности функций. Таким образом, он рассматривает кость, "рыбий позвоночник" и хрящ вместе (*De Partibus*, ii., 9, 655^a), потому что они выполняют одну и ту же функцию, хотя в другом месте он говорит, что это всего лишь аналогичные структуры (ii., 8, 653^b). В этой же связи он описывает также поддерживающие ткани беспозвоночных — твердый экзоскелет ракообразных и насекомых, панцирь тестацев, "кость" *сепии* (ii., 8, 654^a). Аристотель гораздо больше интересовался аналогиями, органами со сходной функцией, чем гомологиями. Он действительно признавал существование гомологий, но скорее *мальгре луи*, потому что факты вынудили его к этому.

Его единственным экскурсом в область "трансцендентальной анатомии" является сравнение головоногого моллюска с согнутым пополам позвоночным, у которого ноги срослись с головой, а пищеварительный канал раздвоился таким образом, что анус оказался рядом со ртом (*De Partibus*, iv., 9, 684^b). Ясно, однако, что Аристотель не стремился установить с помощью этого сравнения какие-либо истинные гомологии частей, а просто проводил аналогии, избегая таким образом ошибки, в которую Мейранкс и Лоренсе впали более двух тысяч лет спустя в своей статье, направленной в Академию наук, которая послужила отправной точкой знаменитого спора между Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илером (см. [Главу V.](#), ниже).

Более того, Аристотель не столько сравнивал головоногих моллюсков с удвоенными позвоночными, сколько противопоставлял головоногих моллюсков (а также Testacea) всем

другим животным. У других животных органы расположены по прямой линии; только головоногие моллюски и тестацеи демонстрируют это своеобразное удвоение тела.

(4) Аристотель был сильно поражен определенными фактами корреляции, взаимозависимости двух органов, которые, по-видимому, не находятся в функциональной зависимости друг от друга. Такая корреляция может быть положительной или отрицательной; наличие одного органа может либо повлечь за собой наличие другого, либо может повлечь за собой его отсутствие. У Аристотеля есть различные способы объяснения фактов корреляции. Он заметил, что ни у одного животного нет одновременно бивней и рогов, но этот факт можно было бы легко объяснить, исходя из принципа, что Природа никогда не делает ничего лишнего или напрасного. Если животное защищено наличием бивней, ему не нужны рога, *инаоборот*. Взаимосвязь множественного желудка с недостаточным развитием зубов (как у жвачных животных) объясняется тем, что животному нужен сложный желудок, чтобы компенсировать недостатки его зубов! (*De Partibus*, iii., 14, 674^b.) Другие примеры корреляции не поддавались этому объяснению с точки зрения конечных причин. Он подчеркивает факт, в основном истинный, обратного развития рогов и передних зубов на верхней челюсти, примером чего являются жвачные животные. Он объясняет этот факт следующим образом. Зубы и рога образуются из землистого вещества в организме, и его недостаточно для формирования как зубов, так и рогов, поэтому "Природа, убирая количество зубов, добавляет к рогам; пища, которая у большинства животных поступает в первые, здесь расходуется на увеличение последних" (*De Partibus*, iii., 2, 664^a, trans. Глазеть). Аналогичное объяснение предлагается тому факту, что у селахий есть хрящ вместо кости: "у этих селахий Природа использовала все землистое вещество кожи [*т.е.* плакоидных чешуек]; и она не в состоянии распределить по многим различным частям один и тот же избыток материала" (*De Partibus*, ii., 9, 655^a, trans. Глазеть). Говоря в целом, "Природа неизменно дает одной части то, что она отнимает у другой" (*лок. цит. по*, ii., 14, 658^a).

Эта мысль вновь появляется в 19 веке в "*Принципах равновесия*" Э. Жоффруа Сент-Илера, а также в трудах Гете по морфологии. Для Аристотеля это означало, что Природа ограничена природой своих средств, что конечность ограничена необходимостью. Таким образом, у более крупных животных имеется избыток землистого вещества, как необходимый результат материальной природы животного; этот избыток Природа использует с пользой, но его недостаточно, чтобы служить как для зубов, так и для рогов (*loc. cit.*, iii., 2, 663^b).

Но есть и другие примеры корреляции, которые, по-видимому, превысили возможности даже изобретательности Аристотеля. Таким образом, он знал, что все животные (имеются в виду живородящие четвероногие), у которых нет передних зубов на верхней челюсти, имеют семядоли на своих половых мембранах, и что у большинства животных, у которых есть передние зубы на обеих челюстях и нет рогов, семядолей нет (*О поколении*, ii., 7). Он не дает этому никаких объяснений, но принимает это как факт.

Здесь нам удобно сослаться на одну или две другие идеи Аристотеля относительно причин формы. Он делает глубокое замечание о том, что возможный диапазон форм органа в некоторой степени ограничен его существующей дифференциацией. Таким образом, он объясняет отсутствие наружных (выступающих) ушей у птиц и рептилий тем фактом, что их кожа жесткая и нелегко принимает форму наружного уха (*De Partibus*, ii, 12). Факт обратной корреляции несомненен; объяснение, хотя и очень расплывчатое, вероятно, правильное.

В одной отрывке из "*О частных делах*" Аристотель ясно излагает принцип разделения труда, впоследствии подчеркнутый Х. Милн-Эдвардсом. У некоторых насекомых, говорит он, хоботок сочетает в себе функции языка и жала, у других язык и жало совершенно раздельны. "Теперь лучше, - продолжает он, - чтобы один и тот же инструмент не был сделан для достижения нескольких разных целей; но чтобы был один орган, служащий оружием, которое тогда может быть очень острым, и отдельный орган, служащий языком, который тогда может иметь губчатую текстуру и быть пригодным для поглощения пищи. Поэтому всякий раз, когда Природа способна создать два отдельных инструмента для двух отдельных целей, при этом одно не мешает другому, она делает это, вместо того чтобы действовать подобно меднику, который из-за дешевизны изготавливает вертел и подстаканник в одном" (iv., 6, 683^a).

(5) Первое предложение "*Истории животных*" формулирует с той простотой и прямоот, которые так характерны для Аристотеля, различие между гомогенными и разнородными частями, в массе своей различие между тканями и органами. "Некоторые части животных просты, и их можно разделить на одинаковые части, как плоть на куски плоти; другие составны и не могут быть разделены на одинаковые части, как кисть не может быть разделена на кисти, а лицо - на морды. Все составные части также состоят из простых частей — рука, например, из плоти, сухожилий и костей" (Крессуэлл, лок. цит. по, стр. 1).

В книге "*О частных животных*" он расширяет концепцию, добавляя еще одну форму композиции. "Итак, - говорит он, - существуют три степени композиции; и из них первой по порядку, насколько все позволяют, является композиция из того, что некоторые называют элементами, такими как земля, воздух, вода, огонь.... Вторая степень состава - это та, при которой однородные части животных, такие как кости, плоть и тому подобное, состоят из первичных веществ. Третья и последняя стадия - это композиция, которая формирует разнородные части, такие как лицо, рука и все остальное" (ii., 1, 646^a, пер. Глазеть).

В *истории Animalium* однородных подразделяются на (1) мягкий и влажный (или жидкости), такие как кровь, сыворотка, мясо, жир, сало, костный мозг, сперма, желчь, молоко, мокрота, faeces и моче, и (2) жесткий и сухой (или твердого тела), такие как сухожилия, вены, волосы, кости, хрящи, ногти и рога. Из этого перечисления следует, что различие Аристотеля между простыми и сложными частями не совсем совпадает с нашим различием тканей и органов. Нам не следует называть вену тканью, и мы не включаем в этот раздел неживые выделения. Но в "*De Partibus Animalium*" Аристотель, все еще придерживаясь различия, изложенного выше, осознает тот факт, что его простые части включают в себя несколько различных видов субстанций. Он выделяет среди однородных частей три набора. Первая из них включает ткани, из которых построены разнородные части, например, плоть и кости; вторая группа составляет питательную среду частей и неизменно является жидкой; в то время как третья группа является остатком второй и представляет собой остаточные выделения организма (ii., 2, 647^b). Он ясно видит трудность называть вену или кровеносный сосуд простой частью, поскольку, хотя кровеносный сосуд и его часть являются кровеносными сосудами, как мы должны были бы сказать, сосудистой тканью, все же часть кровеносного сосуда не является кровеносным сосудом. К однородности структуры добавляется форма (ii., 2, 647^b). Аналогично для сердца и других внутренних органов. "Сердце, как и другие внутренние органы, является одной из однородных частей; поскольку, если его разрезать, его кусочки однородны по веществу друг с другом. Но в то же время он неоднороден в силу своей определенной конфигурации" (ii., 1, 647^a, пер. Глазеть).

Таким образом, Аристотель подошел очень близко к нашей концепции ткани. Он, конечно, не был гистологом; он описывает не структуру тканей, которую он не мог знать, а скорее их распределение внутри организма; его раздел, посвященный однородным частям кровеносной системы (*Historia Animalium*, iii., вторая половина), в значительной степени представляет собой сравнительную топографическую анатомию; в нем, например, он описывает венозную и скелетную системы.

Это различие, проведенное Аристотелем, играет важную роль во всех его трудах о животных, особенно в его теории развития. Это было различие огромной ценности, и оно полно значения даже в наши дни. Никто никогда не давал лучшего определения органа, чем подразумевается в описании Аристотелем разнородных частей: "Способность к действию заключена в составных частях" (Крессуэлл, *лок. цит. по*, стр. 7). Разнородные части отличались способностью что-либо делать, они были активными или исполнительными частями. Однородные части отличались в основном физическими признаками (*О поколении*, i., 18), но некоторые из них обладали не только чисто физическими свойствами, они были органами осязания (*О частичных органах*, ii., 1, 647^a).

(6) В отрывке из "*О зарождении*" (ii, 3) Аристотель говорит, что эмбрион является животным до того, как он станет конкретным животным, что общие признаки появляются перед особыми. Это является предзнаменованием существенного момента в законе фон Бэра (см. [Главу IX](#) ниже).

Он также считает, что ткани возникают раньше органов. Гомогенные части генетически предшествуют гетерогенным частям и располагаются кзади от элементарного материала (*О частичных процессах*, ii., 1, 646^b).

(7) У Аристотеля мы встречаем идею, которая позже приобрела значительную популярность, идею *Échelle des êtres* (или "шкалы существ"), согласно которой организмы или даже все объекты, органические или неорганические, могут быть расположены в единый восходящий ряд. Эта идея распространена; ее первое литературное выражение можно найти, возможно, в примитивных мифах о сотворении мира, в которых неорганические предметы создаются раньше органических, а растения - раньше животных. Это можно признать также в теории Анаксимандра о том, что наземные животные произошли от водных животных, и еще более отчетливо в теории Анаксагора о том, что жизнь на этом земном шаре зародилась из зародышей растений, которые упали на землю вместе с дождем. Анаксагор считал животных более высокими по шкале развития, чем растения, поскольку, хотя последние испытывали удовольствие (когда они росли) и боль (когда теряли листья), животные вдобавок обладали "Разумом". Согласно теории эволюции Эмпедокла, растительный мир предшествовал животному. Платон в "*Тимее*" описывает весь органический мир как образовавшийся в результате деградации человека, который был создан первым. Мужчина погружается сначала в женщину, затем в грубую форму, проходя все стадии от высших животных до низших и, наконец, становясь растением. Это противоположность более привычному представлению, но идея градации присутствует в равной степени.

Аристотель, по-видимому, не верил ни в какую трансформацию видов, но он видел, что Природа постепенно переходит от неодушевленных к одушевленным вещам без четкой разделительной линии. "Раса растений немедленно сменяет расу неодушевленных объектов" (Крессуэлл, *loc. cit.*, стр. 94). В органическом мире переход от растений к животным происходит постепенно.

Некоторые существа, например, морские анемоны и губки, могут принадлежать к обоим классам.

Аристотель также признавал естественный ряд среди групп животных, ряд возрастающей сложности строения. Он начинает свое изучение строения с человека, который является наиболее сложным, а затем по очереди рассматривает живородящих и яйцекладущих четвероногих, затем птиц, затем рыб. После *Sanguinea* он рассматривает *Exsanguinea*, причем из последних первыми являются наиболее высокоорганизованные головоногие моллюски, а последними - простейшие, низшие представители его класса *Testacea*. В трактатке зарождения (в *Hist. Animalium*, v.) он меняет этот порядок. В "О поколении" (книга ii, 1) приводится еще одно последовательное расположение животных, на этот раз в зависимости от их способа размножения. По его словам, существует градация следующего рода:

- | | | |
|--------------------------------------|---|-----------------------------------|
| 1. Внутренне живородящая кровососка, | } | производящая совершенное животное |
| 2. Внешне живородящая Сангвиния | | |
3. Яйцекладущая Сангвиния — производит идеальное яйцо.
4. Животные, производящие несовершенное яйцо (которое увеличивается в размере после снесения).
5. Насекомые, производящие сколекса (или личинку).

С точки зрения Аристотеля, градация органических форм является следствием, а не причиной градации, наблюдаемой в их деятельности. Растениям нечего делать, кроме питания, роста и размножения; они обладают только питательной душой. Животные обладают вдобавок чувственностью и восприимчивой душой — "их образ жизни отличается тем, что они получают удовольствие от полового акта, от способа родов и воспитания детенышей" (*Hist. Anim.*, viii., пер. Крессуэлл, стр. 195). Только у человека есть разумная душа в дополнение к двум низшим видам.

Как сказано в *De Partibus* (ii., 10, 656^a, пер. Огл), "Растения, опять же, поскольку они лишены локомоции, не представляют большого разнообразия в своих разнородных частях. Ибо там, где функций немного, мало и органов, необходимых для их осуществления.... Животные, однако, которые не только живут, но и чувствуют, представляют собой большее разнообразие частей, и это разнообразие больше у одних животных, чем у других, будучи наиболее разнообразным у тех, на долю которых выпала не просто жизнь, а жизнь высокой степени. Теперь таким животным является человек".

За большим исключением Аристотеля, философы Греции и Рима внесли незначительный вклад в морфологическую теорию. Мимоходом можно упомянуть атомистов — Левкиппа, Демокрита и их великого ученика Лукреция, который в своей великолепной поэме "О повторной природе" страстно выразил материалистическую концепцию вселенной. Но полное влияние материализма на морфологию не становится очевидным до расцвета физиологии в 17-18 веках и достигает своей кульминации в 19 веке. Эволюционные идеи Лукреция не оказали непосредственного влияния на развитие морфологии.

- [1] Э. Зеллер, *Греческая философия*, англ. пер., i., 522 ф.н.э., Лондон, 1881. Другие сведения об Алкмеоне у Т. Гомперца, *Греческие мыслители*, англ. пер., i., Лондон, 1901.
- [2] Зеллер, *цит. по.*, i., стр. 297.
- [3] Гомперц, *документальное ИЗДАНИЕ*, i., стр. 244.
- [4] Р. Буркхардт, *биолог У. Humanismus*, p. 85, Jena, 1907.
- [5] Смотрите интересный отчет о биологических работах Аристотеля у проф. Дж. Д'Арси У. Лекция Герберта Спенсера Томпсона (1913) и его перевод *Historia Animalium* из оксфордской серии.
- [6] On Aristotle's forerunners, see R. Burckhardt, "Das kōische Tiersystem, eine Vorstufe des zoologischen Systematik des Aristoteles." *Verh. Naturf. Ges. Базель*, XX., 1904.
- [7] Т. Э. Лоунс, *Исследования Аристотеля в области естественных наук*, стр. 82-3, Лондон, 1912.
- [8] *De Partibus Animalium*, i., 4, 644^a.
-

ГЛАВА II

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ДО КЮВЬЕ

В течение двух тысяч лет после Аристотеля его сравнительная анатомия мало продвинулась вперед. Знания о человеческом теле были расширены вскоре после его смерти Герофилом и Эразистратом, но даже Гален более четырех столетий спустя не внес каких-либо существенных дополнений в анатомию Аристотеля.

В средние века, особенно после появления в Европе в 13 веке арабских текстов и комментариев, Аристотель доминировал в представлениях людей о природе. Комментарий Альберта Великого, основанный на комментариях Авиценны, во многом способствовал тому, чтобы ученый мир узнал Аристотеля. Альберт, похоже, удовлетворился тем, что пошел по стопам своего учителя. Однако Боннье отмечает определенные улучшения, внесенные Альбертом во взгляд Аристотеля на последовательность живых существ. "Он первый, - пишет Боннье, - кто придерживается правильного взгляда на то, что грибы - это низшие растения, связанные с наиболее низкоорганизованными животными. С этого момента, по мнению Альберта Великого, начинаются две серии живых существ, и он считает, что серия растений достигает кульминации в виде деревьев с хорошо развитыми цветами ". [9]

Влияние Аристотеля преобладает также в работах Эдварда Уоттона (1492-1555), который в своей книге "О различиях животных" принял классификацию, аналогичную предложенной Аристотелем. Он также подчеркивал градацию, показанную от низших форм к высшим.

В 16 веке две группы людей помогли заложить основы будущей науки сравнительной анатомии — великие итальянские анатомы Везалий, Фаллопий и Фабрициус и первые систематики (хотя их "системы" были немногим больше каталогов) Ронделлеций, Альдровандус и Геснер.

Анатомы, однако, мало интересовались проблемами чистой морфологии; анатомия человеческого тела была для них просто необходимой предпосылкой для открытия функций частей — они были в такой же степени физиологами, как и анатомами.

Один из них, Фабрициус, проводил наблюдения за развитием цыпленка (1615). Харви, который был учеником Фабрициуса, также опубликовал отчет об эмбриологии цыпленка. [10] В своей философии и образе мышления Харви был последователем Аристотеля. Стоит отметить, что в его *анатомических упражнениях сердца* (1628) есть отрывок, который смутно предвещает закон перепросмотра в развитии, который позже приобрел такую популярность. [11]

Стимулирующий вклад в сравнительную анатомию внес Белон, [12] который опубликовал в 1555 году *Историю природы Ойсо*, в которой он показал друг напротив друга скелеты птицы и млекопитающего, дав одинаковые названия гомологичным костям. Анатомия животных, отличных от человека, действительно, не была полностью забыта в то время. Койтер (1535-1600) изучал анатомию позвоночных, открыв, среди прочего, волокнистую структуру мозга. Карло Руини из Болоньи написал в 1598 году книгу по анатомии лошади. [13] Несколько позже Северино, профессор из Неаполя, препарировал множество животных и пришел к выводу, что они были созданы по тому же плану, что и человек. [14] Уиллис из Оксфорда и Лондона в своем *Cerebri Anatome* (1659) признал необходимость сравнительного изучения структуры мозга. Он обнаружил, что мозг человека очень похож на мозг других млекопитающих, а мозг птиц, наоборот, похож на мозг рыб! [15] Он описал анатомию устрицы и рака. Однако он не слишком разбирался в морфологии.

Основание Ботанического сада в Париже в 1626 году и последующее добавление к нему Музея естественной истории и зверинца придали большой импульс изучению сравнительной анатомии, предоставив богатый материал для вскрытия. Этими удобствами воспользовались, в частности, Клод Перро и Дюверни. [16] В книге, озаглавленной "*О механике животных*", Перро ясно признает идею единства типа и даже заходит в ней слишком далеко, стремясь доказать, что у растений существует артериальная система и вены, снабженные клапанами. [17]

В начале 17 века был изобретен микроскоп, которому суждено было оказать такое огромное влияние на развитие биологических исследований. Он вошел в научное употребление только в середине века. Незадолго до того, как оно вошло в обиход, англичанин Фрэнсис Глиссон (1597-1677) во введении к своему трактату о печени изложил распространенные в то время представления о строении органических тел. Он классифицирует части как "сходные" и "органические", причем первые определяются их материалом, а вторые - формой, которую они принимают. Подобные части делятся на кровеносные, или богатые кровью, и семенные. Оба набора дополнительно подразделяются в соответствии с их физическими характеристиками, [18] последние, например, подразделяются на твердые, мягкие и растяжимые ткани. Эта классификация во многом напоминает классификацию, предложенную Аристотелем, хотя и заметно уступает в деталях ее разработки.

Для Аристотеля, как и для всех анатомов до появления микроскопа, ткани были не более чем неорганическими веществами, отличающимися друг от друга текстурой, твердостью и другими

физическими свойствами. Они действительно обладали свойствами, такими как сократительная способность, которые не были неорганическими, но что касается их видимой структуры, то мало что могло поднять их над неорганическим уровнем. Применение микроскопа изменило все это, поскольку оно выявило в тканях органическую структуру, столь же сложную по своему уровню, как и грубая и видимая структура всего организма. Из четырех человек, которые первыми адекватно использовали новое средство, Мальпиги, Гук, Левенгук и Сваммердам, первый внес наибольший вклад в актуализацию новых концепций органической структуры. Он довольно подробно изучал развитие цыпленка. Он описал мельчайшее строение легких (1661), впервые продемонстрировав своим открытием капилляров связь артерий с венами. В своей работе "*О структуре внутренних органов*" (1666) он описывает гистологию селезенки, почек, печени и коры головного мозга, устанавливая, среди прочего, тот факт, что печень на самом деле была конгломератной железой, и обнаруживая мальпигиевы тельца в почке. Эта работа была проделана на широкой сравнительной основе. "Поскольку у высших, более совершенных животных с красной кровью простота их строения обычно сопряжена со многими неясностями, необходимо, чтобы мы подошли к предмету, наблюдая за низшими, несовершенными животными". [19] Так он писал в *De viscerum structura*, и соответственно он изучал печень сначала у улитки, затем у рыб, рептилий, млекопитающих и, наконец, у человека. Во введении к своему *Анатому растений* (1675), в котором он заложил основы гистологии растений, он отстаивает сравнительный метод следующими словами: "В порыве юности я занялся анатомией, и хотя меня интересовали частные проблемы, все же я осмелился проникнуть в них на примере высших животных. Но поскольку эти вопросы, окутанные особой тайной, все еще остаются во мраке, они требуют сравнения в более простых условиях, и поэтому исследование насекомых [20] сразу привлекло меня; наконец, поскольку здесь тоже есть свои трудности, я сосредоточил свой ум на изучении растений, намереваясь после длительного занятия этой областью вернуться по своим следам к растительному царству и вернуться к моим прежним занятиям. Но, возможно, даже этого будет недостаточно, поскольку в первую очередь следовало бы обратиться к более простому миру минералов и элементов. Однако в этом случае предприятие становится огромным и выходит далеко за рамки моих сил". [21] Есть что-то прекрасное в этой жизни с широкими очертаниями, беззаветно посвященной идее, плану исследований, на осуществление которого потребовалась целая жизнь.

Важным гистологическим открытием, относящимся к этому времени, является открытие более тонкой структуры мышц, сделанное Стенсеном (или Стено) в 1664 году. Он описал структуру мышечных волокон, разделив их на составляющие фибриллы.

Микроскопу мы обязаны не только гистологией, но и сравнительной анатомией низших животных. На протяжении 17-го и 18-го веков открытие строения низших животных продолжалось непрерывно, о чем можно прочитать в любой истории зоологии. [22] Мы ограничиваемся здесь упоминанием лишь некоторых репрезентативных названий.

В 17 веке Левенгук, применяя микроскоп почти наугад, открывал факт за фактом, его самым известным открытием было открытие "семенных животных".

Сваммердам изучал метаморфозы насекомых и делал удивительно подробные препарирования всех видов животных, особенно улиток и насекомых. Он также описал развитие лягушки. Любопытно видеть, какую власть оказала на него его концепция метаморфозы, когда онгомологизирует стадии развития лягушки Яйцу, Червя и Нимфе насекомых (*Книга природы*,

стр. 104, англ. пер., 1785). Он даже говорит о человеческом эмбрионе как о находящемся на определенной стадии Человеке-Червеобразном отростке.

В 18 веке Реомюр и Бонне продолжили тщательное изучение насекомых, однако уделяя больше внимания их повадкам и физиологии, чем анатомии. Лайонне провел самое кропотливое исследование анатомии ивовой гусеницы (1762). Джон Хантер (1728-93) препарировал все виды животных, от голотурий до китов. Его интерес, однако, был интересом физиолога, и он не интересовался специально проблемами формы. Интересно отметить формулировку теории перепросмотра на несколько запутанном языке. Этот отрывок встречается в его описании рисунков, которые он сделал, чтобы проиллюстрировать развитие цыпленка. Полностью цитируется Оуэном (J. Hunter, *Observations on certain Parts of the Animal Œconomy*, с примечаниями Ричарда Оуэна. Лондон, 1837. Предисловие, стр. xxvi). Мы приводим здесь последнее и самое ясное предложение: "Если бы мы взяли серию животных от более несовершенных к совершенным, мы, вероятно, нашли бы несовершенное животное, соответствующее какой-то стадии наиболее совершенных".

Тенденция того времени была направлена не на морфологию, а скорее на общую естественную историю и систематику, последняя находилась под мощным влиянием Линнея (1707-1778). Первая тенденция хорошо представлена Реомюром (1683-1757) с его наблюдениями за насекомыми, пищеварением птиц, регенерацией ножек раков и сотней других вопросов. К этой тенденции принадлежат также знаменитые эксперименты Трембли над Гидрой (1744) и *Insektenbelustigungen* Резеля фон Розенхофа (1746-1761).

Бонне (1720-1793) заслуживает здесь особого упоминания, поскольку в своем *Исследовании природы* (1745) и более полно в своем *"Созерцании природы"* (1764) он наиболее полно выражает идею *Школы природы*.

Эта идея, похоже, полностью завладела его воображением. Он распространяет ее на вселенную. Каждый мир имеет свою собственную шкалу существ, и все шкалы, соединенные вместе, образуют единую, которая затем содержит все возможные уровни совершенства. В конце предисловия к своему *труду инсектологии* ("Искусство", i, 1779) он приводит длинную таблицу, озаглавленную "Идея единой души природы" и скорее напоминающую лестницу, на ступенях которой значатся следующие названия:—

Человек.	Моллюски.	Камни.
Орангутан.	Трубчатые черви.	Фигурные камни.
Обезьяна.	Одежда-черви.	Кристаллы.
Четвероногие.	Insectes.	Соли.
Белка-летяга.	Gall insectes.	Купорос.

Летучая мышь.	Таения.	
Страус.	Полипы.	Металлы.
	Морская крапива.	
Птицы.	Чувствительное растение.	Полуметаллы.
Водоплавающие птицы.		
Земноводные птицы.	Растения.	Серы.
Летучие рыбы.	Лишайники.	Битумы.
	Формы.	
Рыба.	Грибы, опята.	Земля.
Пресмыкающаяся рыба.	Трюфели.	Чистая земля.
Угри.	Кораллы и кораллоиды.	
Отделения для воды.	Литофиты.	Вода.
	Асбест.	
Змеи.	Тальк, Гипс.	Воздух.
Слизняки.	Селениты, сланцы.	
Улитки.		Огонь.
		Более тонкая материя.

Природа переходных форм, которые он вставляет между своими основными классами, очень ясно показывает полное отсутствие у него морфологического понимания — переходы функциональны. Позиции, отведенные одежде-моли и кораллам, очень любопытны! Вся схема, столь фантастическая в своих деталях, находилась в значительной степени под влиянием

философии непрерывности Лейбница и никоим образом не является улучшением более старой и разумной схемы аристотеля.

Робине в пятом томе своей книги "*О природе*" (1761-1766) предвосхищает несколько схожие взгляды немецких трансценденталистов. "Все существа, - пишет он, - были задуманы и сформированы по одному-единственному плану, бесконечно постепенными вариациями которого они являются: этим прототипом является человеческая форма, метаморфозы которой следует рассматривать как многочисленные шаги к наиболее совершенной форме бытия". [23]

Идея градации существ появляется также у Бюффона (1707-1788), но здесь она более определенно приобретает свой истинный характер функциональной градации. [24] "Поскольку все в Природе перетекает во все остальное, - говорит он, - можно установить шкалу для оценки степени проявления внутренних качеств каждого животного". [25]

Он довольно хорошо знает, что группы беспозвоночных отличаются в структурном плане от позвоночных — "Царство животных включает в себя различные одушевленные существа, организация которых сильно отличается от нашей и от животных, чье тело устроено аналогично нашему". [26]

Он ограничивается рассмотрением позвоночных, считая, что экономика устриц не должна составлять часть его предмета! У него есть четкое представление о единстве плана, которое царит во всем ряду позвоночных. [27] Что нового в Бюффоне, так это его интерпретация единства плана. Впервые мы находим четко выраженную мысль о том, что единство плана должно быть объяснено общностью происхождения.

Высказывания Бюффона по этому поводу, как хорошо известно, несколько неуверенны. Однако знаменитый отрывок, который встречается в его рассказе об Осле, довольно ясно показывает, что Бюффон не видел теоретических возражений против происхождения всех разнообразных видов животных от одной-единственной формы. Если допустить, утверждает он, что в пределах одного семейства один вид может произойти от типового вида путем "дегенерации", то можно разумно предположить, что из одного существа Природа могла бы со временем произвести все остальные организованные существа. [28] В других местах, например, в дискурсе о *разделении животных*, [29] Бюффон выражает себя с большей осторожностью. Он находит, что двести видов четвероногих, которые он описал, можно свести к довольно небольшому числу семейств, "от которых не исключено, что произошли все остальные". [30] Внутри каждого из семейств виды ответвляются от родительского или типового вида. Мы можем отметить, что это большой шаг вперед по сравнению с линейным расположением, подразумеваемым в идее *Школы искусств*. [31]

Ошибочно полагать, что Бюффон по преимуществу был создателем гипотез. Напротив, он смотрел на вещи очень здраво и с очень открытым умом. Он прямо упоминает о больших трудностях, с которыми приходится сталкиваться, предполагая, что один вид может возникнуть из другого путем "дегенерации". Как получается, что две особи "дегенерируют" именно в нужном направлении и до нужной стадии, чтобы иметь возможность размножаться вместе? Как получается, что между видами не находят промежуточных звеньев? Это напоминает о возражениях, не совсем лишенных основания, которые были выдвинуты против дарвиновской теории в первые дни ее существования. Я не могу согласиться с теми, кто думает, что Бюффон был отъявленным эволюционистом, который скрывал свое мнение из страха перед Церковью.

Без сомнения, он действительно убрал свои паруса — явно неискреннее "Может быть, я не уверен, что это часть возрождения, вопрос о животных и их участии в процессе создания", [32], жестко опровергающая слишком смелую гипотезу о происхождении всех видов от одного, является доказательством этого. Но он был слишком здравомыслящим и деловитым мыслителем, чтобы выходить далеко за рамки своих фактов, и его эволюционная доктрина всегда оставалась предварительной. Однако в одном он был уверен: эволюция даст рациональное обоснование классификации, которую он почти вопреки себе признал в Природе. Если бы, и только если, виды одного семейства произошли от вида одного типа, семьи могли бы быть основаны рационально, *по собственному разумению*.

Бюффон, как ни странно, весьма не желал признавать какую-либо систематическую единицу выше вида. Строго говоря, в Природе существуют только индивидуумы; но есть группы индивидуумов, которые похожи друг на друга из поколения в поколение и способны размножаться вместе. Это виды — Бюффон придерживается генетического определения вида, — а вид является гораздо более определенной единицей, чем род, порядок, класс, которые не являются делениями, навязанными нами Природе. Виды определенно прерывисты, [33] и это единственная прерывистость, которую демонстрирует нам Природа. Бюффон применил свои взгляды на практике в своей *"Естественной истории"*, где он описывает вид за видом, никогда не объединяя их в более крупные группы. Однако мы видели, как факты навязали ему концепцию "семьи".

Бюффон не был морфологом. Он оставил Добентону то, что можно было бы назвать "грязной работой" в его книге, - вскрытие и подробное описание обработанных животных.

Но Бюффон был гениальным человеком, и, соответственно, его идеи по морфологии свежи и поучительны. Немногие натуралисты были настолько свободны от предрассудков и традиций своего ремесла. В *"Беседах о природе животных"* он проводит [34] различие, которое Биша и Кювье позже с большой пользой развили, между "животной" и "вегетативной" частями животных. [35] Вегетативные или органические функции продолжаются непрерывно, даже во сне, и выполняются внутренними органами, центральным из которых является сердце. Активная бодрствующая жизнь животного, та часть его жизни, которая отличает его от растения, включает в себя внешние части - органы чувств и конечности. Животное как бы состоит из комплекса органов, выполняющих вегетативные функции, ассимиляцию, рост и размножение, окруженных оболочкой, образованной конечностями, органами чувств, нервами и мозгом, который является центром этой "оболочки". [36] Животные могут сильно отличаться друг от друга по внешним частям, особенно аппендикулярному скелету, без каких-либо существенных различий в плане и расположении их внутренних органов. Четвероногие, китообразные, птицы, амфибии и рыбы настолько непохожи, насколько это возможно, по внешнему виду и форме своих конечностей; но все они похожи друг на друга своими внутренними органами. Однако пусть изменятся внутренние органы — внешние части изменятся бесконечно больше, и вы получите другое животное, животное совершенно другой природы. Таким образом, насекомое обладает весьма своеобразной внутренней экономикой, и, как следствие, вы обнаруживаете, что оно во всех отношениях отличается от любого позвоночного животного.

В этом контрасте, в целом оправданном, между важностью вариаций в "растительных" и вариациях в "животных" частях, можно увидеть, не прибегая к насилию над мыслью Бюффона, указание на разницу между гомологией и аналогией. Наибольшее количество аналогических

сходств обычно обнаруживается во внешних частях тела, в органах, с помощью которых животное приспосабливается к окружающей среде. Этот контраст растительных и животных частей и их относительная важность для открытия сходства были, во всяком случае, значительным шагом к анализу концепции единства плана.

Ксавье Биша (1771-1802) принадлежит заслуга детальной разработки различия, проведенного Аристотелем и Бюффоном между животными и растительными функциями. Биша не был сравнительным анатомом; его интересовала анатомия человека, нормальная и патологическая. Таким образом, его взгляды основаны главным образом на рассмотрении строения человека.

Он классифицирует функции на те, которые относятся к индивиду, и те, которые относятся к виду. Функции, относящиеся к индивиду, можно разделить на функции животного и функции органической жизни. [37] "Я называю *животной жизнью* тот порядок функций, который связывает нас с окружающими телами; подразумевая тем самым, что этот порядок принадлежит только животным" (стр. lxxviii.). Его органами являются афферентные и выводящие нервы, мозг, органы чувств и произвольные мышцы; мозг является его центральным органом. "Пищеварение, кровообращение, дыхание, выдох, всасывание, секреция, питание, калорификация или выработка животного тепла составляют органическую жизнь, главным и центральным органом которой является сердце" (стр. lxxix.).

Контраст животной и органической жизни проходит через все работы Биша; классическое выражение он получил в его *Физиологических исследованиях жизни и смерти* (1800). Растение и животное олицетворяют два разных образа жизни. Растение живет само по себе и имеет с внешним миром только отношения питания; животное добавляет к этой органической жизни жизнь активных отношений с окружающими вещами (3-е изд., 1805, стр. 2). "Можно почти сказать, что растение является каркасом, основой животного, и что для формирования животного достаточно покрыть эту основу системой органов, приспособленных для установления отношений с внешним миром. Отсюда следует, что функции животного образуют два совершенно различных класса. Первый класс состоит в непрерывной последовательности ассимиляции и выделения; посредством этих функций животное непрерывно преобразует в свою собственную субстанцию молекулы окружающих тел, чтобы позже отбросить эти молекулы, когда они станут для него гетерогенными. Благодаря этому первому классу функций животное существует только внутри себя; благодаря другому классу оно существует вовне; оно является обитателем мира, а не, подобно растению, того места, где оно родилось. Животное чувствует и воспринимает свое окружение, отражает свои ощущения, действует по собственной воле под их влиянием и, как правило, может сообщать голосом о своих желаниях и страхах, о своих удовольствиях или своей боли. Я называю органической жизнью сумму функций первого класса, ибо все организованные существа, растения или животные, обладают ими в более или менее заметной степени, и организованная структура является единственным условием, необходимым для их осуществления. Объединенные функции второго класса образуют "животную" жизнь, названную так потому, что она является исключительным атрибутом животного царства" (стр. 2-3).

В обеих жизнях происходит двойное движение, в животной жизни от периферии к центру и от центра к периферии, в органической жизни также от внешнего к внутреннему и обратно, но здесь движение композиции и разложения. Как мозг является посредником между

ощущениями и движением, так и сосудистая система является связующим звеном между органами ассимиляции и органами диссимиляции.

Наиболее существенное структурное различие между органами животной жизни и органами органической жизни заключается, по крайней мере, у человека и высших животных, в симметрииодного набора и неправильности другого — сравните симметрию нервов и мышц животного мира с асимметричным расположением внутренних мышц и симпатических нервов, которые принадлежат органической жизни.

Между двумя жизнями существуют заметные различия в отношении влияния привычки. Все в животной жизни находится под властью привычки. Привычка притупляет ощущения, привычка укрепляет суждения. В органической жизни, напротив, привычка не оказывает никакого влияния. Разница ясно проявляется в развитии индивида. Органы органической жизни достигают своего полного совершенства независимо от использования; органы животной жизни требуют образования, а без образования они не достигают совершенства (*цитата*, стр. 127).

Биша был основателем того, что какое-то время было известно как Общая анатомия — изучение составляющих тканей организма в состоянии здоровья и болезни. Его классификация тканей была макроскопической и физиологической; при их различении он полагался на текстуру и функцию, а не на микроскопическую структуру. Ткани, которые он выделил, следующие:— [38]

- | | |
|------------------------------|-------------------------------|
| 1. Клеточная мембрана. | 12. Фиброзно-хрящевая ткань. |
| 2. Нервы животных. | 13. Мышцы органической жизни. |
| 3. Нервы органической жизни. | 14. Мышцы животных. |
| 4. Артерии. | 15. Слизистая оболочка. |
| 5. Вены. | 16. Серозная оболочка. |
| 6. Выдохи. | 17. Синовиальная оболочка. |
| 7. Абсорбенты и железы. | 18. Железы. |
| 8. Кости. | 19. Дерма. |
| 9. Продолговатый мозг. | 20. Эпидермис. |
| 10. Хрящ. | 21. Кутис. |
| 11. Волокнистая ткань. | |

"Клеточная мембрана", по-видимому, означает недифференцированную соединительную ткань; "выдыхатели" - это незаметные трубки, отходящие от капилляров и выделяющие жир, сыворотку, костный мозг и т.д.; "абсорбенты и железы" - это лимфатические узлы.

В глазах Биша это разделение организма на ткани имело более глубокое значение, чем любое разделение на органы, поскольку каждой ткани должно быть приписано *собственно* существование, индивидуальная и своеобразная жизнь. "Когда мы изучаем функцию, мы должны рассматривать сложный орган, который ее выполняет, в общих чертах; но если мы хотим быть проинструктированы о свойствах и жизнедеятельности этого органа, мы должны полностью разложить его на составные части". [39] Ткани также имеют большое значение для патологии, поскольку болезни часто являются заболеваниями тканей, а не органов. [40]

[9] *Le Monde végétal*, стр. 41, Париж, 1907.

[10] *Упражнения для размножения животных*, 1651. Подробнее о работе Харви в области генерации и развития читайте в Em. Rádl's masterly *Geschichte der biologischen Theorien*, i., pp. 31-8, Leipzig, 1905.

[11] The passage runs:—"Sic natura perfecta et divina nihil faciens frustra, nec quipiam animali cor addidit, ubi non erat opus, neque priusquam esset ejus usus, fecit; sed iisdem gradibus in formatione cujuscumque animalis, transiens per omnium animalium constitutiones (ut ita dicam) ovum, vermem, foetum, perfectionem in singulis acquirit."

[12] См. I. Жоффруа Сент-Илер, *Очерки женской зоологии*, стр. 71, Париж, 1841.

[13] М. Фостер, *Лекции по истории физиологии*, Кембридж, стр. 53, 1901.

[14] *Демокрития*, Нюрнберг, 1645; *Антиперипатия, причина респирации рыб*, Амстердам, 1661.

[15] Rádl, *loc. cit.*, i., стр. 50.

[16] Perrault et Duverney, *Mémoires pour servir à l'histoire des Animaux*, Paris, 1699.

[17] Ф. Уссей, *Nature et Sciences naturelles*, Париж, стр. 76, н.э.

[18] Фостер, *цит. по.*, стр. 85.

[19] Перевод. Фостер, *цит. по.*, стр. 113.

[20] Он тщательно изучил шелкопряда.

[21] "Etenim, ferventi actatis calore, Anatomica aggressus, licet circa peculiaria fuerim sollicitus, in *perfectioribus* tamen haec rimari sum ausus. Verum, cum haec propriis tenebris obscura jaceant, simplicium analogismo egent; inde *insectorum* indago illico arrisit; quae cum et ipsa suas habeat difficultates ad Plantarum perquisitionem animum *postremo* adjeci, ut diu hoc lustrato mundo gressu retroacto Vegetantis Naturae gradu, ad prima studia iter mihi aperirem. Sed nec forte hoc ipsum sufficiet cum simplicior *Mineralium Elementorumque* mundus praeire debeat. At in immensum excrescit opus, et meis viribus omnino impar," *Opera Omnia*, i., p. 1, London, 1686.

[22] См., в частности, E. Rádl, *лок. cit.*. 1 Teil. J. V. Carus, *Справочник по зоологии*, Мюнхен, 1872.

[23] Хороший исторический отчет о теориях градации см. В статье Тьенемана в *Зоологическом журнале* (Вюрцбург) iii., стр. 185-274, 1910, откуда взята цитата из Робине.

[24] *Естественная история*, i, стр. 13; ii, стр. 9; iv, стр. 101; и xiv, стр. 28-9, 1749 и более поздние версии.

[25] Ни один перевод не может передать красоту оригинала — "Comme tout se fait et que tout est par nuance dans la Nature ..." (iv., стр. 101).

[26] *История. nat.*, iv., стр. 5.

[27] Посмотрите, в частности, его сравнение скелета лошади со скелетом человека. *Hist. Nat.*, iv., стр. 381, также стр. 13.

[28] *Цит. по.*, стр. 382.

[29] Том xiv., стр. 311-374.

[30] Том xiv, стр. 358.

[31] Смотрите также "Oiseaux", Том i, стр. 394, 395. Паллас в 1766 году перенял для всего животного царства такое расположение ветвей.

[32] "Но этого не может быть, ибо откровением установлено, что все животные в равной степени участвовали в благодати творения".

[33] iv., стр.385.

[34] iv., стр. 3-110.

[35] Это было возрождено в наши дни Бергсоном, *Материя и воспоминания*, стр. 57.

[36] iv., стр. 7-15.

[37] *Анатомическая женераль*, Париж, 1801, англ. пер. 1824.

[38] *Анатомия женераля*, англ. пер., i., стр. ii.

[39] *Анатомия женераля*, англ. пер., i., стр. lviii.

[40] *Цитата из документа*, i., раздел vii.

ГЛАВА III

КЮВЬЕ

Кювье был, возможно, величайшим из сравнительных анатомов; его работы являются классическими в лучшем смысле этого слова.

Как и все его предшественники, как Аристотель, как итальянские анатомы, Кювье изучал структуру и функцию одновременно, даже отдавал функции первенство.

Некоторые функции, по его словам, [41] являются общими для всех организованных организмов — начало по поколению, рост по питанию, конец по смерти. Существуют также вторичные функции. Из них наиболее важными, по крайней мере у животных, являются способности чувствовать и двигаться. Эти две способности неизбежно связаны друг с другом; если Природа наделила животных ощущениями, она должна была также наделить их способностью двигаться, способностью убегать от того, что вредно, и приближаться к тому, что хорошо. Эти две способности определяют все остальные. Существу, которое чувствует и двигается, нужен желудок, чтобы переносить пищу. Пище требуются инструменты для ее разделения, жидкости для переваривания. Растения, которые не чувствуют и не двигаются, не нуждаются в желудке, но вместо него имеют корни. Таким образом, "Животные функции" осязания и движения определяют характер органов второго порядка, органов пищеварения. Они, в свою очередь, предшествуют органам кровообращения, которые являются средством для распределения питательной жидкости или крови по всем частям тела. Эти органы третьего порядка не только зависят от органов второго порядка, но и даже не являются необходимыми, поскольку многие животные лишены их. Только животные с системой кровообращения могут иметь определенные органы дыхания — легкие или жабры. Растения и животные, лишенные кровообращения, дышат всей своей поверхностью.

Соответственно, существует рациональный порядок функций и, следовательно, систем органов, которые их выполняют. Наиболее важными являются Функции Животных с их огромной системой органов, нервно-мышечным механизмом. Затем следуют функции пищеварения, а после них и в некотором смысле сопутствующие им функции и органы кровообращения и дыхания. Последние три могут быть сгруппированы как Жизненно важные функции.

Функции животных не только определяют характер жизнедеятельности, но и влияют на первичную способность к зачатию, поскольку способность животных двигаться упростила их способ оплодотворения и, следовательно, оказала влияние на их органы зачатия.

Это разделение на "Животные" и "Жизненно важные" функции напоминает различие Бюффона и Биша между "животной" и "растительной" жизнями. Кювье, очевидно, позаимствовал эту идею у Бюффона, поскольку он говорит, что растение - это животное, которое спит. [42] Но идея так же стара, как Аристотель, который обсуждает "сон" эмбрионов и растений в последней книге *"О поколениях животных"*. Различия между животной и растительной жизни, конечно, опираясь на Аристотеля, в отличие $\psi\upsilon\chi\acute{\eta}\ \acute{\alpha}\sigma\theta\eta\tau\iota\kappa\acute{\eta}$ и $\psi\upsilon\chi\acute{\eta}\ \theta\rho\acute{\epsilon}\pi\tau\iota\kappa\acute{\eta}$. Кювье, подобно Аристотелю, Бюффону и Биша, считает сердце центром "вегетативных" органов.

Важно отметить, что Кювье ставит функцию выше структуры и на основе функции делает вывод о том, каким будет орган. "Растения, - пишет он, - обладающие немногими способностями, имеют очень простую организацию". [43] Только после обсуждения и классификации функций Кювье переходит к исследованию органов.

Сначала его взгляды на строение тела животного. Аристотель различал три степени строения — "элементы", гомогенные части и разнородные части или органы. Кювье делает то же самое. За две тысячи лет был достигнут некоторый небольшой прогресс, обусловленный, во-первых, прогрессом химии, а во-вторых, изобретением микроскопа. Первому обстоятельству Кювье

обязан своим знанием того, что неорганическими веществами, образующими первую степень состава, являются главным образом С, N, H, O и P, объединенные с образованием белка, фибрина и тому подобного, которые, в свою очередь, объединяются с образованием твердых веществ и жидкостей организма. Последнему обстоятельству Кювье обязан утверждением, что тончайшие фрагменты, на которые механическое деление может разложить организм, представляют собой маленькие чешуйки и нити, которые, будучи неплотно соединенными друг с другом, образуют "целлюлозу". Открытие истинной клеточной природы тканей животных произошло гораздо позже, всего через несколько лет после смерти Кювье в 1832 году. Однако к началу 19 века знания о деталях гистологии были значительными. Кювье знал, например, что каждое мышечное волокно имеет свое собственное нервное волокно. Но он не дает подробного описания однородных частей тела, никакой подробной гистологии. С другой стороны, его обработка разнородных частей или органов детальна и виртуозна. [44]

Основными системами органов являются, в порядке важности, нервная и мышечная, пищеварительная, кровеносная и дыхательная. Каждый орган или система органов может иметь множество форм. Если бы какая-либо форма любого органа могла существовать в сочетании с любой формой всех остальных, теоретически было бы возможно огромное количество комбинаций. Но не все эти комбинации существуют в Природе, поскольку органы не просто собраны (*сближения*), но воздействуют друг на друга, и действуют все вместе для достижения общей цели. Соответственно, в Природе существуют только комбинации, удовлетворяющие этим условиям. Таким образом, Кювье снимает вопрос о науке о возможных органических формах и рассматривает только реально существующие формы или комбинации. Этот вопрос о возможности "теоретической" морфологии живых существ, подобной морфологии кристаллов с их шестнадцатью возможными типами, был поднят в последующие годы К. Г. Карусом, Бронном и Геккелем.

Таким образом, организмы представляют собой гармоничные сочетания органов, а гармония - это прежде всего гармония функций. Каждая функция зависит от любой другой, и все они необходимы. Гармония органов и их взаимная зависимость являются результатом взаимозависимости функций. Эта мысль, признание функционального единства организма, является фундаментальной, лежащей в основе всех работ Кювье. До него люди более или менее ясно осознавали гармонию структуры и функции и основывали большую часть своей работы на этом не подвергнутом анализу предположении. Кювье был первым натуралистом, поднявшим эту мысль до уровня принципа, свойственного естественной истории. "Именно на этой взаимной зависимости функций и помощи, которую они оказывают друг другу, основаны законы, определяющие взаимоотношения их органов; эти законы столь же неизбежны, как законы метафизики и математики, ибо очевидно, что надлежащая гармония между органами, воздействующими друг на друга, является необходимым условием существования существа, которому они принадлежат". [45]

Этот рациональный принцип, свойственный естественной истории, Кювье называет принципом условий существования по следующей причине: "Поскольку не может существовать ничего, что не удовлетворяло бы условиям, делающим возможным его существование, различные части каждого существа должны быть скоординированы таким образом, чтобы сделать возможным существование существа в целом не только само по себе, но и в его отношениях с другими существами, и анализ этих условий часто приводит к общим законам, которые столь же достоверны, как те, которые выводятся из расчета или эксперимента". [46]

Под "условиями существования" он подразумевает нечто совершенно отличное от того, что сейчас принято понимать. Идея внешних условий существования, окружающей среды, очень мало занимает его мысли. Он сосредоточен на адаптации функций и органов внутри живого существа — точке зрения, которой в настоящее время довольно пренебрегают, но которая необходима для понимания живых существ. Само условие существования живого существа и часть его основного определения заключается в том, что его части работают вместе на благо целого.

Принцип приспособленности частей тела может быть использован в качестве объяснительного принципа, позволяющего натуралисту детально проследить взаимозависимость функций и соответствующих органов. Когда вы обнаружили, как один орган приспособлен к другому и к целому, вы прошли определенный путь к пониманию этого. Это использование телеологии в качестве регулирующего принципа в кантовском смысле этого слова. Кювье действительно был телеологом в духе Канта, и не может быть никаких сомнений в том, что на него оказал влияние, по крайней мере в изложении его идей, "*Критика уртейльского искусства*" Канта, который появился за десять лет до публикации "*Сравнительного анализа*". Телеология в кантовском смысле была и всегда будет необходимым постулатом биологии. Она не дает объяснения органических форм и деятельности, но без нее невозможно даже начать понимать живые существа. Приспособленность - это самый общий факт жизни, и бесчисленные меньшие факты, которые могут быть сгруппированы как частные случаи этого, пока что могут быть поняты.

Знаменитый принцип корреляции Кювье, краеугольный камень его работы, - это просто практическое применение к фактам структуры принципа функциональной приспособленности. По принципу корреляции из одной части животного, при наличии достаточных знаний о строении ему подобных, можно в общих чертах сконструировать целое. "Это обязательно должно быть так, ибо все органы животного образуют единую систему, части которой связаны друг с другом и действуют друг на друга; и никакие изменения не могут возникнуть в одной части, не вызвав соответствующих изменений во всех остальных". [47] Логическая основа принципа здрава. Функции всех частей тесно связаны друг с другом, и одна функция не может изменяться, не внося в свой черед соответствующих модификаций в другие. Структура и функция связаны друг с другом; следовательно, каждое изменение функции влечет за собой модификацию органа. Следовательно, по форме одного органа вы можете сделать вывод о форме других органов — если у вас есть достаточно обширные эмпирические знания о функциях и об отношении структуры к функции в каждом виде органов. Учитывая, что пищеварительный канал способен переваривать только мясо и, следовательно, обладает определенной формой, вы знаете, что другие функции должны быть приспособлены к этой конкретной функции пищеварительного канала. Животное должно обладать острым зрением, тонким обонянием, скоростью, ловкостью и силой в лапах и челюстях. Для этих конкретных функций должны быть соответственно модифицированные органы, хорошо развитые глаза и уши, когти и зубы. Кроме того, вы знаете по опыту, что такие-то определенно измененные органы неизменно обнаруживаются у плотоядных, например, плотоядные зубы и редуцированные ключицы. Таким образом, по "плотоядному" пищеварительному каналу вы можете с уверенностью заключить, что животное обладало плотоядными зубами и другими структурными особенностями плотоядных животных, например, своеобразным венечным отростком нижней челюсти. По плотоядному зубу вы можете сделать вывод о редуцированной ключице и так далее. "Одним словом, форма зуба подразумевает форму мышечка; форма

лопатки - форму когтей, точно так же, как уравнение кривой подразумевает все ее свойства".
[48]

Точно так же большая дыхательная способность птиц коррелирует с их большой мышечной силой и обеспечивает необходимые большие пищеварительные способности. Отсюда взаимосвязанное строение легких, мышц и их прикреплений, а также пищеварительного тракта у птиц.

Не только системы органов, приспосабливаясь к особым модификациям функций, влияют друг на друга, но и части одного и того же органа. Особенно это заметно в случае со скелетом, где едва ли какая-то грань может изменяться без пропорционального изменения остальных, так что по одной кости вы можете с определенной точностью определить все остальные.

Мы выводим необходимость, постоянство этого сосуществования органов из наблюдаемого взаимного влияния их функций. Установив это, мы можем на основании наблюдаемого постоянства связи между двумя органами утверждать о действии одного на другой и таким образом прийти к открытию их функций. Но даже если мы не обнаружим функциональной взаимозависимости частей, мы можем использовать установленный факт постоянного сосуществования двух частей как доказательство функциональной корреляции между ними.

Корреляция - это либо рациональный, либо эмпирический принцип, в зависимости от того, знаем мы или не знаем взаимозависимость функций, выражением которых она является. Даже когда мы применяем рациональный принцип корреляции, он был бы бесполезен в наших руках, если бы мы не обладали обширными эмпирическими знаниями; когда мы используем эмпирическое правило корреляции, мы полностью полагаемся на наблюдение. "Существует великое множество случаев", - пишет Кьюве, [49], "где наших теоретических знаний об отношениях форм было бы недостаточно, если бы они не были восполнены наблюдением", то есть существует множество случаев корреляции, еще не объяснимой в терминах функции. По копыту вы можете определить основные признаки травоядных (с определенной помощью ваших эмпирических знаний о травоядных), но могли бы вы по раздвоенному копыту определить, что животное является жвачным, если бы вы не наблюдали постоянства связи, не объяснимой напрямую с точки зрения функции, между раздвоенными копытами и жеванием жвачки? Или вы могли бы сделать вывод из наличия лобных рогов, что животное размышляет? "Тем не менее, поскольку эти отношения постоянны, они обязательно должны иметь достаточную причину; но поскольку мы не знаем об этой причине, наблюдение должно дополнять теорию; наблюдение устанавливает эмпирические законы, которые становятся почти такими же достоверными, как рациональные законы, когда они основаны на достаточном количестве наблюдений.... Но то, что существуют все те же скрытые причины для всех этих отношений, частично раскрывается самим наблюдением, независимо от общей философии". [50] То есть даже корреляции, для которых невозможно предоставить объяснение в терминах функции, вероятно, на самом деле являются функциональными корреляциями. В некоторых случаях это может быть выведено из градуированного соответствия двух наборов органов. Например, копытные, которые не жвачат и не имеют раздвоенных копыт, имеют более совершенный зубной ряд и больше костей в стопе, чем настоящие парнокопытные жвачные животные. Существует корреляция между состоянием развития зубов и стопы. Эта корреляция носит поэтапный характер, поскольку верблюды, у которых зубной ряд более совершенен, чем у других жвачных животных, также имеют больше

костей в предплюсне. Следовательно, представляется вероятным, что для этого случая корреляции существует какая-то причина, то есть некоторое функциональное объяснение.

Тем не менее, факт остается фактом: многие корреляции не поддаются объяснению с точки зрения функции, и замена корреляции как эмпирического принципа корреляцией как рационального принципа знаменует для Кювье шаг в сторону от его функциональной сравнительной анатомии к чистой морфологии. Важно, что в более поздние времена термин "корреляция" стал применяться в большей степени к чисто эмпирическим константам отношений и утратил большую часть своего функционального значения. Но соотношение частей организма - это не просто математическое понятие, которое можно выразить коэффициентом, а нечто более глубокое и жизненно важное.

Кювье интерпретировал функциональную зависимость частей тела в терминах того, что мы сейчас называем общим метаболизмом. У него было четкое представление о постоянном движении молекул в живой ткани, объединении и рекомбинации, о том, как организм поглощает и интеркалирует молекулы извне из пищи и отторгает молекулы с выделениями, - непрерывный *жизненный турбийон*. "Это общее движение, универсальное для каждой части, настолько безошибочно составляет саму суть жизни, что части, отделенные от живого тела, сразу же умирают". [51] Устройство корпуса, расположение в нем твердых и жидких частиц адаптировано для дальнейшего использования *турбийона*. "Каждая часть вносит свой вклад в это общее движение своим собственным особым действием и подвергается его влиянию особым образом, в результате чего в каждом существе жизнь представляет собой единство, которое является результатом взаимного действия и противодействия всех ее частей". [52]

Однако Кювье не сводил жизнь к метаболизму и не сводил жизненно важные события к химическому уровню. Форма организованных тел более существенна, чем материя, из которой они состоят, поскольку материя непрерывно меняется, в то время как форма остается неизменной. Именно в форме мы должны искать различия между видами, а не в сочетаниях материи, которые у всех почти одинаковы. [53] Различия следует искать на уровне второй и третьей степеней композиции.

Существование различий в форме порождает новую проблему - проблему разнообразия. Существует всего несколько возможных комбинаций основных органов, но по мере того, как вы переходите к менее важным частям, возможный размах вариаций значительно увеличивается, и большинство возможных вариаций действительно существуют. Природа кажется расточительной в отношении формы, формы, которая не обязательно должна быть полезной для того, чтобы существовать. "Это должно быть только возможным, *то есть*, иметь такой характер, чтобы не нарушать гармонию целого". [54] Здесь мы рассматриваем связь принципа приспособленности частей к проблеме разнообразия формы. Первый в некотором смысле является регулирующим и консервативным принципом, который устанавливает пределы, за которые вариации не могут выходить. Сам по себе он не является источником изменений; должна быть другая причина изменений. Эта мысль имеет большое значение для теорий происхождения.

У Кювье нет теории, объясняющей разнообразие форм: он довольствуется классификацией. Существует два основных способа классификации форм; вы можете классифицировать по отдельным органам или по совокупности органов. С помощью первого метода у вас может быть столько классификаций, сколько у вас органов, и эти классификации не обязательно будут

совпадать. Таким образом, вы можете разделить животных в соответствии с их органами пищеварения на два класса: те, у которых пищеварительный канал представляет собой мешок с одним отверстием (зоофиты), и те, у которых канал имеет два отверстия, [55] любопытное, в общих чертах, предвещает современное разделение многоклеточных на *Ctenophora* и *Cnidaria*.

Только взяв отдельные органы, вы можете расположить животных в длинные ряды, и у вас будет столько рядов, сколько вы возьмете органов. Только таким образом вы можете сформировать какую-либо *категорию* или градуированный ряд; и вы можете получить даже такого рода градацию только внутри каждой из больших групп, сформированных по общему плану структуры; вы никогда не сможете классифицировать, например, от беспозвоночных к позвоночным через промежуточные формы [56] (что совершенно верно, несмотря на Амфиокс и баланоглосс!).

В "*Раннем животном*" Кювье ограничивает применение идеи *Échelle* еще более узкими рамками, отказываясь признавать ее обоснованность в рамках типа позвоночных или даже внутри классов позвоночных. Однако, по-видимому, это относится к сериации целых организмов, а не органов, так что возможность сериации органов внутри класса не отрицается. Кювье был, прежде всего, позитивистом, и он косо относился ко всем домыслам, которые выходили за рамки фактов. "Воображаемый масштаб существ, - писал он, - это всего лишь ошибочное применение к тотальности творения частичных наблюдений, которые имеют ценность только тогда, когда ограничены сферой, в пределах которой они были сделаны". [57] Это замечание, которое, в конце концов, совершенно справедливо, прекрасно выражает отношение Кювье к трансцендентальным теориям и, вероятно, было протестом против широких обобщений его коллеги Этьена Жоффруа Сент-Илера.

Истинная классификация должна основываться на сравнении всех органов, но не все органы имеют одинаковую ценность для классификации, и не все вариации каждого органа одинаково важны. При оценке величины вариаций большее внимание следует уделять функции, чем форме, поскольку важны только те вариации, которые влияют на способ функционирования. Таковы принципы, на которых Кювье основывает классификацию животных, приведенную в *Лекциях*, статья V. "Разделение животных по стадам в организации". Схема классификации, фактически приведенная в *Leçons*, любопытным образом напоминает схему Аристотеля, поскольку существует такое же широкое разделение на позвоночных с красной кровью и беспозвоночных, почти все с белой кровью. Всего выделяют девять классов — Млекопитающие, Птицы, Рептилии, Рыбы, моллюски, ракообразные, Насекомые, черви, зоофиты (включая иглокожих и кишечнополостных).

Более зрелая теория и практика классификации даны в "*Раннем животном*" семнадцатью годами позже. Здесь принцип субординации признаков (который, по-видимому, был впервые четко сформулирован младшим де Жюссье в его "*Родах растений*", 1789, [58]) распознается более четко. Свойства или особенности структуры, которые имеют наибольшее количество отношений несовместимости и сосуществования и, следовательно, в наибольшей степени влияют на целое, являются важными или доминирующими признаками, которым при классификации должны быть подчинены остальные. Эти доминирующие персонажи также являются наиболее постоянными. [59] Решая, какие признаки являются наиболее важными, Кювье использует свою фундаментальную классификацию функций и органов на два основных

набора. "Сердце и органы кровообращения являются своего рода центром вегетативных функций, как головной и спинной мозг - для функций животных". [60] Эти две системы органов различаются по гармонии, и их характеры должны лечь в основу разграничения больших групп. Согласно этому стандарту, существует четыре основных типа формы, [61] все остальные являются лишь модификациями. Этими четырьмя типами являются позвоночные, моллюски, суставчатые и лучезапястные. Первые три имеют двустороннюю, последний - радиальную симметрию. У позвоночных и моллюсков есть кровеносные сосуды, но суставы демонстрируют функциональный переход от кровеносных сосудов к трахеальной системе. Излучения приближаются к однородности растений; у них, по-видимому, отсутствует отчетливая нервная система и органы чувств, а у самых низких из них видна только однородная мякоть, подвижная и чувствительная. Все четыре класса принципиально отличаются друг от друга широкими структурными связями их нервно-мышечной системы, функций органов животного происхождения. У позвоночных есть спинной и головной мозг, внутренний скелет, построенный по определенному плану, с осью и придатками; у моллюсков мышцы прикреплены к коже и панцирю, а нервная система состоит из отдельных масс; Суставчатые имеют твердый внешний скелет и суставчатые конечности, а их нервная система состоит из двух длинных брюшных тяжей; Лучезапястные имеют плохо очерченную нервную и мышечную системы и в своих низших формах обладают функциями животных без органов животного происхождения.

Эта всесторонняя классификация форм животных является в некотором смысле венцом творчества Кювье, поскольку принцип подчинения признаков в той интерпретации, которую он ему дает, является прямым применением его принципа функциональной корреляции. Каждая из больших групп построена по одному плану. Идея единства плана стала для Кювье общим местом его размышлений, и она молчаливо признается во всех его анатомических работах. Но он никогда не воспринимает это как жесткий принцип, который любой ценой должен быть навязан фактам.

Кювье стал известен как величайший поборник постоянства видов, но не часто признается, что его отношение к этой проблеме по крайней мере такое же научное, как у эволюционистов его собственного и более позднего времени. Несомненно, он стал догматиком в своем неприятии теории эволюции, но у него были твердые основания утверждать, что эволюционисты его времени выходили за рамки своих фактов. Он считал, что определенные формы (виды) воспроизводили себя с момента возникновения вещей, не выходя за пределы вариативности. Его определение вида гласило: "особи произошли друг от друга или от общих родителей, а также те, которые похожи на них так же сильно, как они похожи друг на друга". [62] "Эти формы не создаются и не изменяются сами по себе; жизнь предполагает их существование, поскольку оно может возникнуть только в организациях, готовых к этому". [63]

Он основывал свое неприятие всех теорий происхождения на отсутствии определенных доказательств эволюции. Он утверждал, что если виды постепенно изменялись, то следует найти следы этих постепенных модификаций. [64] Палеонтология не предоставляет таких следов. Опять же, пределы вариации, даже при одомашнивании, узки, и самая крайняя вариация принципиально не меняет конкретный тип. Таким образом, собака изменилась, пожалуй, больше всего - по размеру, форме, окрасу. "Но при всех этих вариациях соотношение костей остается неизменным, и форма зубов никогда не меняется в заметной степени; самое большее, есть несколько особей, у которых дополнительный ложный коренной зуб развивается с той или другой стороны". [65] Это второе возражение является возражением морфолога. Было

бы интересным сравнить взгляды Кювье на вариативность с взглядами Дарвина, который по сути был систематиком.

Первое возражение Кювье, конечно, в некоторой степени было обусловлено несовершенством палеонтологических знаний его времени. Но даже в наши дни это возражение имеет определенную силу, поскольку, хотя у нас есть определенные свидетельства многих последовательных превращений одного вида в другой по одной линии, например, серии Ноймайра "*Палудина*", однако на любом геологическом уровне все виды, линии происхождения отличаются друг от друга. [66]

Кювье очень ясно понимал, что существует последовательность форм во времени и что в целом самые примитивные формы появляются раньше всех. Млекопитающие появляются позже рептилий, а рыбы - раньше тех и других. Как выразился Депере, "Кювье не только продемонстрировал присутствие в осадочных слоях ряда наложенных друг на друга наземных фаун, но и был первым, кто выразил, и притом очень четко, идею постепенного усложнения этих фаун от древнейших к новейшим" (стр. 10).

Он не верил, что фауна одной эпохи трансформировалась в фауну следующей. Исчезновение первого он объяснил гипотезой внезапных катастроф, а появление следующего - гипотезой иммиграции. Он нигде не выдвигал гипотезу о последовательных новых творениях. "В остальном, когда я утверждаю, что каменистые слои содержат кости нескольких родов, а земляные слои - кости нескольких видов, которые больше не существуют, я не имею в виду, что для создания существующих видов было необходимо новое творение, я просто говорю, что они не существовали в тех же местах и, должно быть, попали туда откуда-то еще". [67] Д'Орбиньи было поручено преподавать доктрину последовательных творений, из которых он выделил двадцать семь (*Курс стратиграфии палеонтологии*, 1849).

Однако Кювье вряд ли мог поверить, что все виды существовали в начале, поскольку он допускает прогрессирование форм. Вероятно, у него не было теории на этот счет, поскольку теории без фактов его мало интересовали. В любом случае ошибочно думать, что Кювье был сторонником теологической доктрины особого сотворения. Его философия природы была механистической, и он посвятил свои *Исследования ископаемых костей* своему другу Лапласу. Он признавал идею эволюции, по крайней мере, в той мере, в какой представлял себе развитие человека от дикого к цивилизованному состоянию. [68] Он отказался принять экстравагантную эволюционную теорию Демайе и несколько запутанную теорию Ламарка (которого он присоединяет к Демайе), [69] так же, как он отверг трансцендентальные теории Жоффруа Сент-Илера, потому что они казались ему не основанными на фактах.

[41] *Сравнительный анализ*, том i., стр. 10 и scq., 1800.

[42] *Сравнительный анализ*, i., стр. 18.

[43] *Цит. по изданию*, i., стр. 13.

[44] *Сравнительный анализ*, том i., Статьи iii.-iv., 1800.

[45] *Сравнительный анализ*, i., стр. 47.

[46] *Le Règne Animal*, i., стр. 6, 1817.

- [47] *Histoire des Progrès des Sciences naturelles depuis 1789*, i., p. 310, 1826.
- [48] *Исследования ископаемых костей*, i., стр. 60, 1812.
- [49] *Окаменелости оссеменов*, i., стр. 60.
- [50] *Цит. по:*, i., стр. 63.
- [51] *Сравнительный анализ*, i., стр. 6.
- [52] *Le Règne Animal*, i., стр. 16.
- [53] *История. Prog. Sci. Nat.*, i., стр. 187, 1826.
- [54] *Leçons*, i., стр. 58.
- [55] *Документ. цит. по*, i., Статья iii.
- [56] *Цит. по:*, i., стр. 60.
- [57] *Рогатое животное*, i., стр. xx.
- [58] *Кювье, История. Prog. Sci. Nat.*, i., стр. 288, 1826.
- [59] *Рогатое животное*, i., стр. 10.
- [60] *Раннее животное*, стр. 55.
- [61] Впервые предложена Кювье в 1812 году, *Ann. Mus. d'Hist. Nat.*, xix.
- [62] *Раннее животное*, i., стр. 19.
- [63] *ДОКУМЕНТАЛЬНОЕ издание*, стр. 20.
- [64] *Исследования ископаемых костей*, i., стр. 74, 1812.
- [65] *Документальное издание*, стр. 79.
- [66] See C. Depéret, *Les transformations du Monde animal*, Paris, 1907, and G. Steinmann, *Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre*, Leipzig, 1908.
- [67] *Исследования*, i., стр. 81.
- [68] *Раннее животное*, i., стр. 91.
- [69] *Окаменелости оссеменов*, i., стр. 26.
-

ГЛАВА IV

ГЕТЕ

Наука, поскольку она возвышается над простым накоплением фактов, является продуктом творческой деятельности разума. Научные теории - это не столько формулы, извлеченные из опыта, сколько интуиции, навязанные опыту. Так получилось, что Гете, который был немногим больше дилетанта, [70] ухватился за основные принципы морфологии за несколько лет до того, как эта морфология была принята рабочими.

Гете важен в истории морфологического метода, потому что он был первым, кто ясно осознал и в определенных терминах выразил идею, на которой основывалась сравнительная анатомия до него, идею единства плана. Мы видели, что эта идея была знакома Аристотелю и что она безоговорочно признавалась всеми, кто после него изучал структуру сравнительно. Во времена Гете эта идея созрела для выражения. Это использовалось в качестве руководящего принципа в юности Гете, особенно Викком д'Азиром и Кемпером. Первый (1748-1794), открывший [71] в том же году, что и Гете (1784), межчелюстную кость у человека, указал на гомологию в структуре между передней и задней конечностями и интерпретировал определенные рудиментарные кости, межчелюстные и рудиментарные ключицы, в свете теории о том, что позвоночные построены на одной единственной кости. план строения.

"Природа, кажется, всегда действует по оригинальному и общему плану, от которого она с сожалением отступает и следы которого мы встречаем повсюду" (Вик д'Азир, цитируется Флуоренсом, *Воспоминания. Акад. наук.*, XXIII., с. xxxvi.).

Питер Кампер (1722-1789), как сообщает нам сам Гете в своей "*Остеологии*", был убежден в единстве плана у всех позвоночных; в частности, он сравнивал мозг рыб с мозгом человека.

Идея единства плана еще не стала ограниченной и определенной как строго научная теория; это была идея, общая для философии, обыденного мышления и анатомической науки. Мы находим это выраженным Гердером (который, возможно, позаимствовал это у Канта) в его *Идее о философии поведения людей* (1784), и вполне возможно, что важность этой идеи произвела впечатление на Гете в его беседах с Гердером. Как бы то ни было, несомненно, что Гете искал межчелюстные кости в человеке только потому, что был твердо убежден, что скелет у всех высших животных построен по одному общему плану и что соответственно кости, подобные межчелюстным, хорошо развитые у некоторых животных, должны быть обнаружены и у человека. Идея не была почерпнута из фактов, но факты интерпретировались и даже искали их в свете идеи. "Я с энтузиазмом работал над общей остеологической схемой и, соответственно, должен был предположить, что все отдельные части строения, как в деталях, так и в целом, должны быть обнаружены у всех животных, потому что на этом предположении построена уже давно начатая наука сравнительной анатомии". [72]

The principle comes to clear expression in his *Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie* (1795). [73] Он пишет: "В связи с этим здесь предпринята попытка прийти к анатомическому типу, общей картине, в которой формы всех животных содержатся в потенциале и с помощью которой мы можем описать каждое животное в неизменном порядке". [74] Его цель - открыть общую схему постоянства в органических частях, схему, в которую все животные будут вписываться одинаково хорошо, и ни одно животное не будет лучше остальных. Когда мы вспоминаем, что типом, к которому анатомы до него, сознательно или

бессознательно, относили все другие структуры, был сам человек, мы видим, что в поисках абстрактного обобщенного типа Гете стремился к новой концепции. Тот факт, что в его время было хорошо известно только строение человека и высших животных, навел Гете на мысль, что его общий тип применим и к низшим животным, хотя к нему следовало прийти главным образом на основе изучения высших животных. Все, что он мог утверждать обо всем животном царстве, это то, что все животные сходились в том, что у них есть голова, средняя часть и конечная часть с их характерными органами, и что соответственно их можно, по крайней мере в этом отношении, свести к одному общему типу. Знания Гете о низших животных были невелики.

Хотя Гете не разработал критерий гомологии частей со сколь-нибудь большой ясностью, он имел представление о принципе, позже разработанном Э. Жоффруа Сент-Илером и названном им "Принципом связей". Согласно этому принципу, гомология детали определяется ее положением относительно других деталей. Гете выражает это так: "С другой стороны, наиболее постоянным фактором является положение, в котором неизменно находится кость, и функция, к которой она приспособлена в органическом строении". [75] Но из этого предложения неясно, понимал ли Гете принцип независимости формы от функции, поскольку он, по-видимому, считает, что гомология органа частично определяется функцией, которую он выполняет для целого. Он колеблется между чисто формальной или морфологической интерпретацией принципа связей и функциональной. Мы находим его в дополнениях к "*Путешествию*" (1796), где говорится: "Мы должны принимать во внимание не только пространственные отношения частей, но также их живое взаимное влияние, их зависимость друг от друга и действие друг на друга". [76] Но при поиске межчелюстной кости у человека он руководствовался ее положением относительно верхних челюстей — это должна быть кость между передними концами верхних челюстей, кость, границы которой у взрослого человека обозначены только поверхностными бороздками.

На самом деле морфологические взгляды Гете не являются ни очень четко выраженными, ни очень последовательными. Это проявляется в его трактовке отношения между структурой и функцией. Иногда он придерживается точки зрения, что структура определяет функцию. "Части животного, - пишет он, - их взаимные формы, их отношения, их особые свойства определяют жизнь и привычки этого существа". [77] Мы не должны объяснять, говорит он, бивни *бабirusсы* их возможным использованием, но мы должны спросить, откуда у них бивни. Точно так же мы не должны предполагать, что у быка есть рога для того, чтобы кровоточить, но мы должны исследовать процесс, посредством которого у него появляются рога для кровотечения. Это строгий морфологический взгляд. С другой стороны, в другом месте он признает, что функция может влиять на форму. Очевидно, он не довел свои идеи по этому вопросу до логической ясности, и Радл [78], вероятно, прав, говоря, что следующая цитата с ее двойным утверждением наиболее близко отражает позицию Гете:—

"Also bestimmt die Gestalt die Lebensweise des Thieres, Und die Weise zu leben, sie wirkt auf alle Gestalten Mächtig zurück." [79]

Его лучшей работой по чисто морфологии была его теория метаморфозы растений. Если отбросить ее более расплывчатые элементы и грубую попытку объяснить различия в характере органов растений различиями в степени "очищенности" поступающего в них сока, теория состоит в том, что стеблевые листья, чашелистики, лепестки и тычинки являются идентичными

членами или придатками. Эти придатки отличаются друг от друга только формой и степенью разрастания: стеблевые листья расширены, чашелистики сжаты, лепестки раскрыты и так далее поочередно. Одинаково правильно называть тычинку сжатым лепестком, а лепесток расширенной тычинкой, поскольку ни один из органов не является типом других, но все они в равной степени являются разновидностями одного абстрактного растения-придатка.

То, что Гете считал доказанным для придатков растений, он распространил на все живые существа. Каждое живое существо представляет собой совокупность живых независимых существ, которые "der Idee, der Anlage nach" одинаковы, но по внешнему виду могут быть одинаковыми или сходными, разными или непохожими. [80] Существуют не только первобытное животное и первобытное растение, схематические формы, к которым относятся все отдельные виды, но и части каждого из них сами по себе являются единицами, которые "по сути своей" идентичны между собой. Эту фантазию вряд ли можно воспринимать всерьез как научную теорию; однако, по-видимому, именно она руководила Гете в его "открытии" позвоночной природы черепа. Точно так же, как передняя конечность может быть гомологична задней конечности, так и, рассуждая по аналогии, череп должен быть способен быть гомологичен позвоночным. До каких нелепых крайностей была доведена эта доктрина о повторении частей внутри организма, мы увидим, когда обратимся к теориям немецких трансценденталистов начала девятнадцатого века.

Хотя морфологическим взглядам Гете не хватало определенности, он натолкнулся на одну или две идеи, которые оказались полезными. Таким образом, он провозгласил "закон равновесия" задолго до Этьена Жоффруа Сент-Илера, закон, "согласно которому ни к одной части ничего нельзя добавить без того, чтобы что-то не было отнято у другой части, и наоборот". [81] Он также увидел, какую помощь в интерпретации строения взрослого человека оказало бы изучение эмбриона, поскольку многие кости, которые срослись у взрослого человека, у эмбриона раздельны. [82] Этому также было уделено значительное внимание более поздними трансценденталистами.

До сих пор мы говорили о Гете так, как если бы он был просто пророком формальной морфологии; мы указали, как он ясно выразил морфологический принцип, скрытый в идее единства типа, и как он ухватился за некоторые важные руководящие идеи, такие как принцип связей. Но Гете не был формалистом, и он был очень далек от статичной концепции жизни, лежащей в основе чистой морфологии. Его интересовал не *Гештальт* или фиксированная форма, не *Бильдунг* или изменение формы. Он увидел, что *Гештальт* был всего лишь кратковременной фазой *Бильдунга* и мог рассматриваться отдельно и сам по себе только как абстракция, фатальная для всякого понимания живого существа. Мефистофель насмехается над учеными, которые объясняют существование живого существа, анатомируя его:

"Dann hat er die Theile in seiner Hand,

Fehlt leider! nur das geistige Band." [83]

Гете избегал этой ошибки; он знал, что художник ближе к истине, чем аналитик.

Во фрагменте, озаглавленном "*Знание и умбильдунг органической природы*" (1807), ввводном к переизданию его статьи "Метаморфозы растений", мы получаем изложение его общих взглядов на живые существа. Там он указывает на то, как мы пытаемся понять вещи, разделяя их на составные части. Мы можем, это правда, разложить организм на его структурные элементы, но

мы не можем воссоздать его или наделить жизнью, соединив части. Следовательно, нам требуются какие-то другие способы его понимания. "Во все века даже среди ученых людей можно было различить стремление постичь живые формы как таковые, уловить связь их внешних видимых частей, интерпретировать их как признаки внутренней деятельности и таким образом, в определенной мере концептуально овладеть целым". Эта наука, которая должна раскрыть внутренний смысл органических *образований*, называется морфологией. [84] В морфологии мы не должны говорить о *гештальте* или фиксированной форме, а если и говорим, то должны понимать под этим только кратковременную фазу *Бильдунга*. Форма представляет интерес не сама по себе, а только как проявление внутренней активности живого существа. В другом месте он говорит, что над развитием главенствует формирующая сила, *бильденде Крафт* или *Бильдунгстриб*, которая вырабатывает идею организма. Живые существа, по его мнению, стремятся проявить идею. Они являются произведениями искусства Природы — и поэтому, между прочим, для их интерпретации требуется художник.

Эта глубокая концепция природы жизни применима не только к растущему меняющемуся индивидууму, но и ко всему меняющемуся миру организмов. Все они являются проявлениями живой формирующей силы, которая формирует их. Предполагается, что эта формирующая сила, имманентная всему живому, работает по общему плану, и таким образом мы получаем объяснение факта, что живые существа кажутся просто разновидностями одного общего типа.

"Если мы однажды признаем, - говорит Гете, - что творческий дух порождает и формирует эволюцию более совершенных органических созданий в соответствии с общей схемой, неужели совершенно невозможно представить этот первоначальный план если не чувствам, то хотя бы разуму..." [85]

Такая интерпретация единства плана выходит, возможно, за пределы науки.

[70] См. Кольбрюгге, "История. krit. Studien über Goethe als Naturforscher," *Zool. Annalen*. v., 1913, стр. 83-231.

[71] Или обнаружена повторно, согласно Кольбрюгге.

[72] Изд-во Котты, том ix., стр. 448.

[73] "Первый набросок общего введения в сравнительную анатомию".

[74] Cotta ed., ix., стр. 463.

[75] Cotta ed., стр. 478.

[76] *Цит. по.*, стр. 491.

[77] *Entwurf*, Cotta ed., ix., стр. 465.

[78] *Geschichte der biologischen Theorien*, i., p. 266.

[79] "Таким образом, форма определяет образ жизни животного, а образ жизни, в свою очередь, сильно влияет на все формы".

[80] *Bildung und Umbildung organischer Naturen*, 1807.

[81] Cotta ed., ix., стр. 466.

[82] *Cит. по.*, стр. 474-5.

[83] Тогда у него в руках будут все части тела, за исключением, к сожалению, только живой связи.

[84] Гете был изобретателем этого слова.

[85] Изд. Котта, ix., стр. 490.

ГЛАВА V

ЭТЬЕН ЖОФФРУА СЕНТ-ИЛЕР

Э. Джеффри провел эксперимент, неудачный, но поучительный. Он пытался основать науку о чистой морфологии; ему это не удалось: его неудача показала раз и навсегда, что чистая морфология органических форм невыполнима.

Уже в 1796 году в одном из своих ранних мемуаров, [86] Жоффруа руководствовался идеей, что Природа сформировала все живые существа по единому плану. Органы, которые кажутся аномальными, являются всего лишь модификациями нормальных; хобот слона образован чрезмерно удлинёнными ноздрями, рог носорога - это просто масса прилипших волосков. В целом, какой бы разнообразной ни была их форма, все органы являются просто вариациями общей схемы; Природа не использует никаких новых органов. Рудиментарные органы, такие как ключицы у страуса и мигательная перепонка у человека, свидетельствуют о единстве плана. В этом Жоффруа не идет дальше своих предшественников. Они тоже признавали гомологию органов; они тоже интерпретировали рудиментарные органы как остатки первоначального плана.

В серии статей, опубликованных в 1807 году, Жоффруа сделал еще один шаг и попытался установить гомологии, которые не были очевидны, — гомологии не столько органов, сколько частей.

Эти мемуары (опубликованные в *Анналах Музея естественной истории*, тома ix и x, 1807) касались гомологии костей грудного плавника и пояса у рыб и костей руки и плечевого пояса у высших позвоночных, гомологии костей грудины и определения частей черепа, особенно у крокодила. В них содержится вся морфологическая доктрина Жоффруа, но для полного выражения его взглядов мы должны обратиться к его главному труду "*Анатомическая философия*", особенно к первому тому (1818). Этот том содержит, помимо важных "Предварительных рассуждений" и "Введения", которые мы сейчас подробно рассмотрим, пять мемуаров, в которых рассматриваются различные кости, связанные с органами дыхания у рыб (кости крышечной кости, подъязычной кости, жаберных дуг, грудного пояса), и делается попытка обнаружить их гомологию с соответствующими костями у позвоночных, дышащих воздухом.

"Можно ли отнести организацию позвоночных животных к одному единообразному типу?" Этим вопросом *начинается* Анатомическая философия, вопросом, ответом на который является вся книга. Но разве натуралисты не признают, что позвоночные построены по одному единообразному плану, что, например, передняя конечность может быть модифицирована для бега, лазания, плавания или полета, но расположение костей остается тем же самым? Как еще мог существовать "естественный метод" классификации? [87]

Но нарисованные таким образом гомологии основаны на смутном ощущении сходства; они не основаны на явном принципе. Какой общий принцип может быть применен? "Теперь очевидно, что единственный общий принцип, который можно применить, определяется положением, отношениями и зависимостями частей, то есть тем, что я называю и включаю в понятие *связей*". Например, часть, известная как рука у человека и обычно как передняя ступня у других позвоночных, является четвертой по порядку частью переднего члена, и ее гомолог всегда можно распознать по этому факту ее соединений (стр. xxvi). Принцип связей служит руководством для отслеживания органа на протяжении всех его функциональных преобразований, поскольку "орган может быть поврежден, атрофирован, уничтожен, но не транспонирован" (стр. xxx.).

Именно этот принцип позволяет детально проследить дальнейшую фундаментальную концепцию, согласно которой у каждого позвоночного обнаружены одни и те же "органические материалы", или строительные единицы. Эта концепция, которую Жоффруа называет *Теорией аналогов* (стр. xxxii), явно является частью старой идеи единства типа; она учит *единству состава* органических существ, в то время как *Принцип связей* добавляет *единство плана*.

Обе концепции логически подразумеваются в расплывчатом понятии единства типа; Жоффруа разделил их и довел каждую из них до логической крайности.

Большинство обычных гомологий строения у дышащих воздухом позвоночных уже изучены, продолжает он, поскольку они более или менее очевидны, и существует множество промежуточных состояний (стр. xxxiv). Но обычные методы сравнения терпят неудачу, когда предпринимается попытка гомологизировать строение рыб со строением дыхательных позвоночных, поскольку гомологии далеко не очевидны и промежуточных органов не обнаружено.

У большинства дышащих воздухом позвоночных есть гортань, трахея и бронхи, которые отсутствуют у рыб; а у рыб есть много частей, которые, по-видимому, отсутствуют у высших позвоночных. Но примените "Теорию аналогов"; она учит, что не может быть органа, присущего рыбе и не встречающегося у других позвоночных; примените "Принцип связей", это покажет, какие органы гомологичны у двух типов (стр. xxxv).

Сравнительные анатомы, за немногими исключениями, до сих пор принимали человека за тип и относили к нему все строение; принципы Жоффруа побудили его не отдавать предпочтение ни одному конкретному животному, а хвататься за каждую часть того вида, у которого она достигает максимума своего развития (стр. xxxvi.). Таким образом, он был вынужден отнести все строения к обобщенному абстрактному типу. В этом абстрактном типе каждый орган существует на максимуме своего развития, каждый орган демонстрирует все свои реализованные потенциальные возможности. Таким образом, в некотором смысле этот тип, эта абстракция дает схему возможных преобразований каждого органа.

Это правда, что Жоффруа не упоминает этот "Архетип" так часто, но он, должно быть, всегда смутно присутствовал в его сознании. Эта идея пришла ему в голову, когда он сказал в одной из своих более поздних работ: "С философской точки зрения, существует только одно животное". [88] "Одинокое животное" - это просто обобщенный тип.

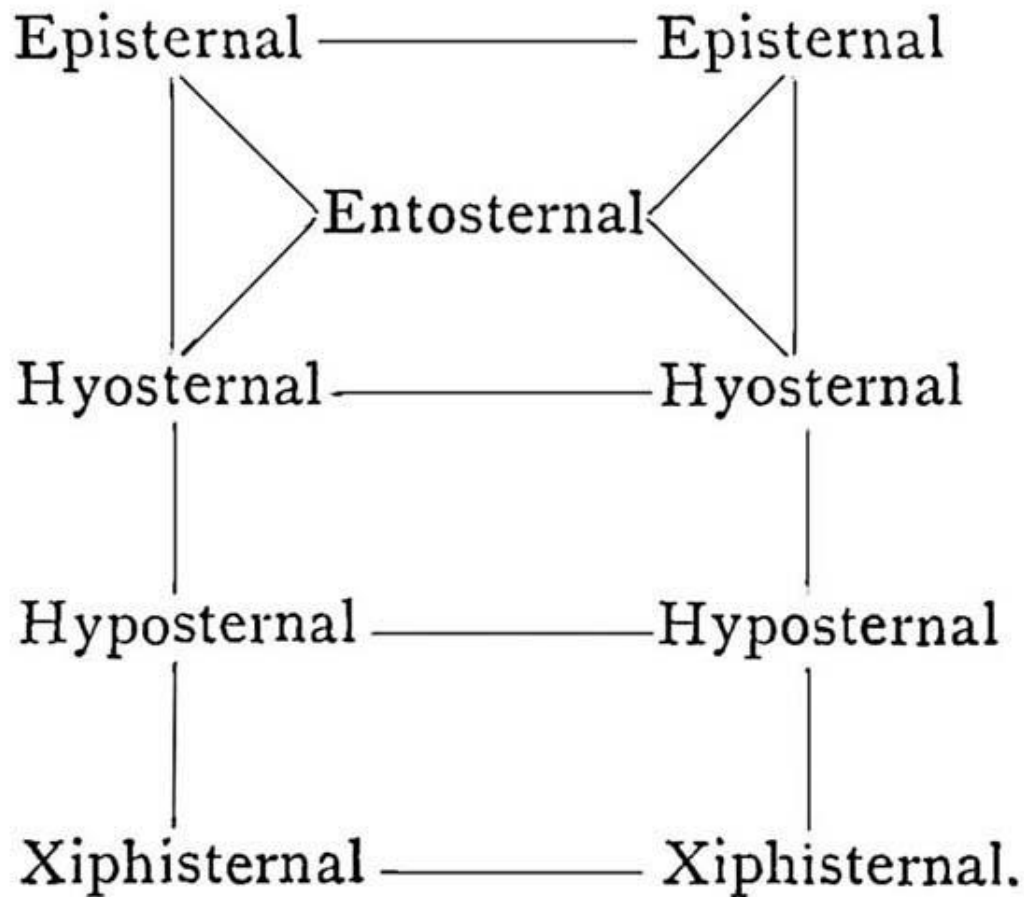
Изложив свои два принципа, Жоффруа применяет их к сложному случаю сравнения скелета рыбы со скелетом высших позвоночных. "Моя нынешняя задача состоит в том, чтобы продемонстрировать, что нет такой части костного каркаса рыб, которая не могла бы найти своего аналога у других позвоночных животных". [89] На первый взгляд кажется, что многие кости свойственны рыбе и сформированы специально для выполнения функций, которые рыбы не разделяют с высшими животными. Это кости, связанные с дыханием — крышечная кость, жаберно-надкостничные лучи, жаберные дуги и другие. То, что своеобразные кости должны быть связаны с дыхательными функциями, вполне естественно, поскольку контраст между рыбами и высшими позвоночными - это, по сути, контраст между животными, дышащими водой, и животными, дышащими воздухом. Рассматривая сначала общую форму скелета у рыб, мы сразу сталкиваемся с затруднением; у рыб нет очевидного гомолога шее, туловищу и брюшку высших животных. То, что, по-видимому, соответствует туловищу, находится у рыб, плотно прижатых друг к другу под головой. Но, в конце концов, для позвоночного типа не характерно, чтобы туловище и брюшная полость располагались на определенных и неизменных расстояниях вдоль позвоночного столба — это представление, сохранившееся из анатомии, которая сделала человека его типом. Положение "хобота" различается в зависимости от класса у четвероногих, птиц и рыб (стр. 9). Теперь, говорит Жоффруа, позвольте мне высказать одну гипотезу, что туловище с его органами может, так сказать, перемещаться целиком вдоль позвоночного столба, так что в одном классе они находятся у переднего конца позвоночного столба, в другом - примерно в середине, а в третьем - ближе к концу, тогда я смогу подробно показать вам, что составные части этого туловища во всех классах неизменно находятся в одних и тех же положениях относительно друг друга (стр. 10). Важно отметить эту гипотезу о "метастазировании", которую выдвигает Жоффруа, поскольку она является ключом к пониманию многих надуманных гомологий, которые он пытается установить. Конечно, ясно, что эта гипотеза находится в формальном противоречии с его основной гипотезой о неизменности связей, и что он, так сказать, ловит свою удочку, чтобы применить свой принцип связей, только допустив с самого начала исключение из своего основного принципа. Дальнейшее применение гипотезы метастазирования будет рассмотрено ниже в связи с определением грудины рыб. Здесь мы отмечаем интерпретацию первого метастаза с точки зрения функциональной адаптации. "Постоянное и насильственное действие хвоста, если оно и не заходит так далеко, что фактически смещает и продвигает вперед внутренние органы, по крайней мере, хорошо согласуется с устройством, при котором органы расположены таким образом" (стр. 99).

В первом мемуаре речь идет о гомологии крышечных костей. Жоффруа считает, что внешнее отверстие уха соответствует внешнему отверстию жаберной камеры, которая находится между крышечкой и грудным поясом. Ухо сообщается со щечной полостью через евстахиеву трубу, так же как и жаберная камера с помощью жаберных щелей. Слуховая камера высших позвоночных, следовательно, является гомологом жаберной камеры у рыб; крышечные кости у рыб и ушные косточки у других позвоночных находятся в тесной связи с этой камерой; следовательно, крышечные кости являются гомологами ушных косточек, межлопаточная кость соответствует молоточку, подлопаточная кость - линзовидному, малая нижняя часть подопечной косточки - наковальне, крышечная кость - стремечку, а предлопаточная кость - ушной раковине.

барабанный звон. Делая эти конкретные выводы, Жоффруа утверждает, что руководствуется своим принципом связей. Он говорит, что передняя крышечка имеет те же связи с соседними костями, что и барабанная кость у других позвоночных, а другие части жаберной крышки гомологичны определенным ушным косточкам в соответствии с порядком, в котором они расположены друг относительно друга. Второй фрагмент мемуаров в книге посвящен грудиने и представляет собой очень хороший пример метода Жоффруа обращения с фактами структуры. Мы опустим здесь какие-либо подробные ссылки на другие три мемуара, в которых говорится о подъязычной кости, о жаберных дугах и соответствующих структурах у дышащих воздухом позвоночных, а также о костях плечевого пояса.

В мемуарах о грудиने первая забота Жоффруа - дать определение того, что такое грудина. Он определяет его частично по его функциям, частично по его связям, как систему костей, которая покрывает и защищает грудную клетку и обеспечивает прикрепление к определенным группам мышц.

Наиболее высокоразвитой грудиной (согласно этому определению) является пластрон черепахи, в строении которого она доминирует (стр. 103). Поэтому важно определить, из скольких костей состоит пластрон, поскольку полное количество элементарных частей, из которых состоит орган, лучше всего видно, когда орган находится на максимуме своего развития. В пластроне черепахи девять костей. "Из этого следует вывод, что каждая грудина, при условии, что ее развитию не препятствует какое-либо препятствие, состоит из *девяти элементарных частей*" (стр. 105). Эти девять костей входят в номенклатуру Жоффруа: эпистернальные, подъязычные, гипостернальные, мечевидные, которые все являются парными костями, и энтостернальная, которая непарная. Расположение их в виде черепахи:—



Суставы у черепахи обозначены соединительными линиями. Жоффруа пытается показать, что грудина у других животных состоит из этих девяти костей или, по крайней мере, из определенного их количества, всегда находящихся в одном и том же неизменном относительном положении. Таким образом, у птиц грудина состоит из пяти частей, огромной килеватой энтостерны и двух "пристроек" с каждой стороны, которые являются подъязычной и гипостеральной костями. Они раздельны только у молодых птиц. Иногда, особенно у молодых птиц, также встречаются зачатки эпистернальных и мечевидного отростка. Мельчайшие детали эпистернала и мечевидного отростка

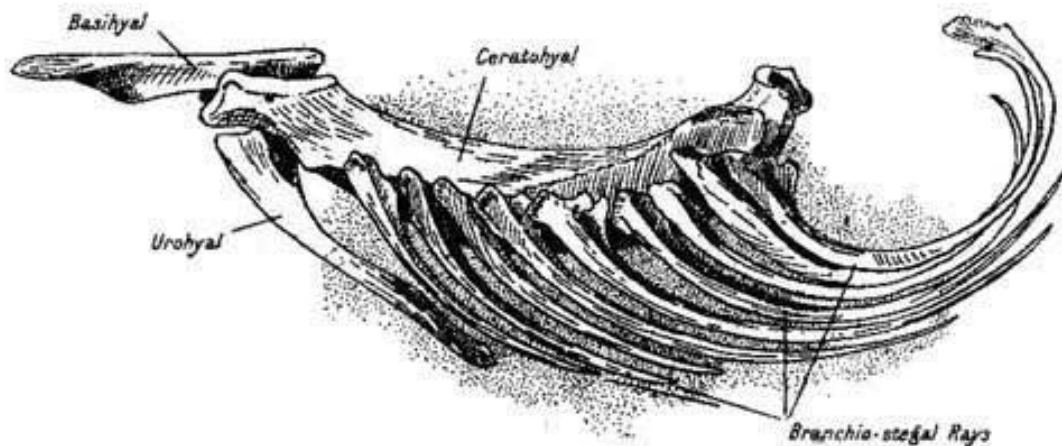


Рис. 1. Подъязычная дуга конгера. (Оригинал)

это может быть связано с гигантскими размерами энтостерны, в соответствии с *Принципами баланса*. Согласно Жоффруа, у других позвоночных, дышащих воздухом, девять элементов грудины могут быть обнаружены без большого труда. Но когда мы подходим к определению грудины у рыб, возникает множество трудностей, которые Жоффруа решает следующим образом. Он указывает, что между ключицами (*cleithra*) и подъязычной костью (*basihyal*) у рыб находится длинная срединная кость (*urohyal*), которая прикреплена спереди двумя прочными сухожилиями к рогам подъязычной кости и свободна сзади (см. Рис. 1). Гуань (1720) увидел в этой кости гомолог грудины. Жоффруа придерживается этой точки зрения, но считает, что только эта кость не может представлять всю грудину целиком. Он находит представителей других костей грудины в крупных костях (*эпихиальной* и *цератогиальной*, или двух частях *цератогиальной* кости), которые входят в подъязычную дугу. Но он сразу же сталкивается с трудностью, заключающейся в том, что этот комплекс костей расположен перед грудным поясом, тогда как грудина у высших позвоночных находится позади грудного пояса. Однако он размышляет о том, что рыбы жабры, расположенные перед ключицами, являются всего лишь легкими под другим названием. Жабры сместились вперед из-за метастаза, подобного тому, из-за которого у рыб все грудные органы сильно выдвинулись вперед. Поскольку это так, их опорные элементы, грудина и ребра, должно быть, переместились вместе с ними и, следовательно, находятся перед грудным поясом.

Следующий шаг Жоффруа - указать на то, что единственными возможными гомологами ребер грудины являются жабро-головные лучи, которые возникают из крупных костей подъязычной дуги. Если это грудинные ребра, то кости, к которым они прикреплены, должны быть подъязычными и подреберными, или "придатками", костями, из которых у птиц берут начало ребра.

Непарная грудинная кость (*урохиальная*) не может быть гомологичной энтостеральной, поскольку не имеет связей с придатками. Он решает, что это, должно быть, эпистернальные кости, потому что у некоторых молодых птиц есть двуглавая эпистернальная кость, к которой прикреплены два прочных сухожилия, точно так же, как непарный кусок у рыбы прикреплен к костям подъязычной кости двумя сухожилиями. "Таким образом, грудина в целом не сместилась

перед ключицами и не прикрыла своими боковыми частями расположенные там жабры; это исключительно рыбий кусок в том смысле, что только в классерыб он достигаетмаксимума своего развития" (стр. 83).

Подводя итог, можно сказать, что грудина у всех четырех классов позвоночных состоит из одних и тех же элементов, расположенных всегда одинаковым образом. "Один из них ... привело к концепции идеального типа грудины для всех позвоночных, которая затем, рассматриваемая с низшей точки зрения, распадается на несколько вторичных форм в зависимости от того, как используются все или большинство составляющих материалов, или даже когда эти элементы начинают изменять свои соответствующие размеры или пропорции" (стр. 134). Что касается элементарных составляющих, "они свидетельствуют об индивидуальности, а иногда даже, при определенных отклонениях, о независимости и поднимаются до уровня первичных организационных материалов" (стр. 132). То, что справедливо для грудины, справедливо и для других органов — и, соответственно, единство плана и строения может быть продемонстрировано для всех органов позвоночных.

Вскоре после публикации "*Анатомической философии*" (1818) Жоффруа пошел дальше в своих поисках единства и утверждал, что строение насекомых и ракообразных можно свести к типу позвоночных.

Он предложил заменить классификацию животного царства Кювье на четыре большие группы: позвоночные, моллюски, суставчатые и лучевые следующей классификацией:— [90]

Vertébrés	{	Hauts-Vertébrés (Vertebrata, Cuv.).
		Dermo-Vertébrés (Articulata, Cuv.).
.Invertébrés.	{	Mollusques (Mollusca, Cuv.)
		Rayonnés (Radiata, Cuv.).

Идея, на которой основано сравнение суставчатых с позвоночными, состоит в том, что каждый скелетный сегмент суставчатых является позвонком. У верхних позвонков позвоночные являются внутренними; у кожно-позвоночных они внешние. "*Каждое животное живет либо снаружи, либо внутри своего позвоночного столба.*" [91] Сущность позвонка заключается не в его форме и не в его функции, а в его составе из четырех элементарных частей, которые объединяются вокруг центрального пространства (*Isis, loc. cit.*, стр. 532). Серр показал, что у высших животных каждый позвонок формируется из четырех центров окостенения, что тело позвонка сначала имеет трубчатую форму, а затем заполняется. У омаров и крабов каждый сегмент состоит из четырех элементарных частей, что легче всего увидеть у молодых особей. "Соответственно, каждый сегмент соответствует настоящему позвонку по составу: одинаковое количество "материалов", одинаковый порядок окостенения, одинаковый тип сочленения, одинаковое кольцевидное расположение, одинаковое пустое пространство посередине" (стр. 534). Единственное отличие состоит в том, что у суставчатых центральное пространство очень велико и содержит все органы тела, тогда как у высших позвоночных тело позвонка становится полностью заполненным. В грудном отделе ракообразных позвонку соответствует не весь

сегмент с частью панциря, а только часть, окружающая вентральный нервный канатик (эндофрагмальный скелет).



Рис. 2.
"Позвонок" Плевронектиды.
(В честь Жоффруа.)

Если скелет сегмента в суставах соответствует телу позвонка и является здесь внешним, то придатки сустава должны соответствовать ребрам (стр. 538). Полное развитие этой мысли содержится в мемуарах 1822 года "Sur la vertèbre". [92] Он принимает за типичный позвонок позвонок плевронектиды, вероятно, тюрбо. Воспроизведена его оригинальная фигура (рис. 2).

Он включает в себя как часть позвонка не только нервную (e', e'') и грудную (o', o'') дуги, но также, выше и ниже них, радиальные (a'', u') и реберные лучи (a', u''). (Между прочим, ни радиальные, ни плавниковые лучи не находятся, в той же поперечной плоскости, что и тело позвонка). Он считает, что каждый позвонок содержит эти девять частей — циклеальную (или тело), две периальные (e', e'') и две эпикальные (a', a'') вверху, две параальные (o', o'') и две катальные (u', u'') внизу. Надземные и нижнечелюстные кости на самом деле представляют собой парные кости, которые у рыб накладываются одна на другую для поддержки срединных плавников. В черепной области — череп сформирован из модифицированных позвоночных — надчревные и

периальные кости раскрываются, образуя стенки и крышу головного мозга; в грудной области параалгии и катаалы достигают максимума своего развития и выполняют ту же функцию для органов грудной клетки, параалгии становятся позвоночными, а катаалы - грудинными, ребрами.

Мы видели, что у членистоногих тело позвонка (циклеальное) образует открытое кольцо сегмента, которое находится непосредственно под кожей, при этом позвоночная трубка совпадает с эпидермальной трубкой. Соответственно, гомологи остальных восьми частей позвонка следует искать во внешних придатках. На первый взгляд, здесь кажется противоречием принципу соединений, поскольку придатки у членистоногих расположены латерально, тогда как парные кости позвонка расположены дорсально и вентрально. Но в действительности противоречия нет, ибо "чего наш закон связей абсолютно требует, так это того, чтобы все органы, внутренние или внешние, находились друг с другом в одинаковых отношениях; но все равно, лежит ли заключающий их ящик (*coffre*) той или иной стороной на земле. Какое сходство в организации человека и копытных млекопитающих, и все же какие различия между их позами, когда они стоят! То же самое относится и к нормальным позам плевронекид и других рыб" (стр. 107).

Точный способ, которым Жоффруа гомологизировал части придатков у членистоногих с парными частями типичного позвонка, лучше всего демонстрируется воспроизведением его рисунка брюшного сегмента омара (рис. 3), на котором части гомологичны тем, которые представлены на рисунке типичного позвонка (рис. 2) обозначаются теми же буквами. Изобретательность сравнения поражает.

Сравнение членистоногих с позвоночными распространяется и на внутренние органы. Показано, что внутренние органы членистоногих расположены друг относительно друга в том же порядке, что и у позвоночных, только органы перевернуты. Таким образом, нервная система у позвоночных дорсальная, у членистоногих - вентральная. Переверните членистоногого на спину, и взаимное расположение систем органов будет таким же, как у позвоночных. Отношение органов к наружной трубке, конечно, различно у членистоногих и позвоночных, но это не противоречит принципу связей. "Такая трубка, хотя в ней находятся органы, необходимые для жизни, все же может вести себя по-разному в зависимости от массы этих органов: принцип соединений требует только, чтобы все органы поддерживали друг с другом фиксированные и определенные отношения; но этот принцип никоим образом не был бы недействительным, если бы вся масса вращалась внутри трубки" (стр. 112).

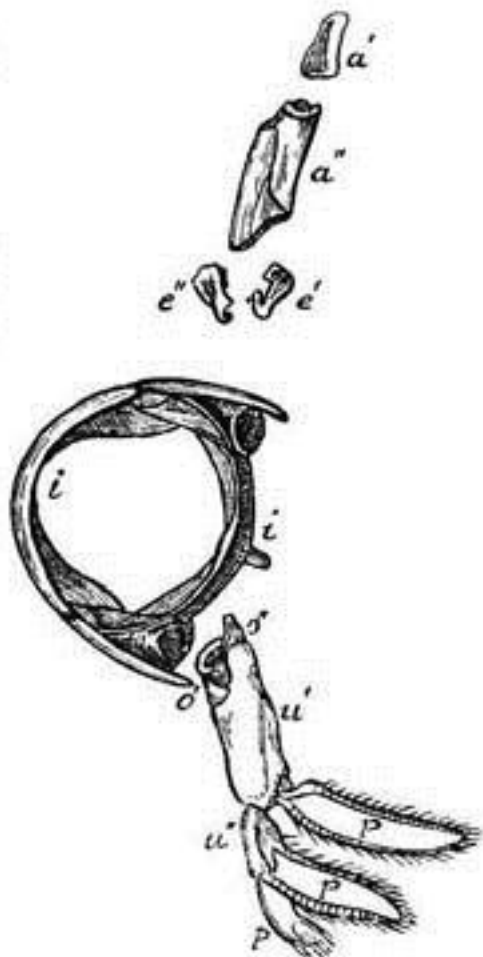


Рис. 3.
Брюшной сегмент омара.
(В честь Жоффруа.)

Жоффруа очень далеко продвинул аналогию между членистоногими и позвоночными, поскольку утверждал, что каждая деталь скелета насекомого гомологична какой-либо кости позвоночных, что она всегда находится на своем месте и сохраняет верность по крайней мере одному из своих соединений. [93] Не похоже, что он пытался подробно доказать это очень большое предположение, но начало подробного сравнения можно найти в статье 1820 года "Об организации насекомых". У насекомого различают шесть сегментов — голову, три отдела грудной клетки, брюшко и конечный сегмент брюшка (стр. 455).

Считается, что скелет головы насекомого соответствует костям лица, костям головного мозга и подъязычной кости высших позвоночных, скелет переднегруды - костям мозжечка, неба и частям гортани, скелет мезоторакса - теменным, межтрещинным и крышечным костям, а скелет плюсны - скелету грудной клетки позвоночных. Части брюшка и конечного сегмента соответствуют костям живота и копчика (стр. 458). Не нужно последующего уподобления задних крыльев насекомых воздушному пузырю рыбы, а стигматовпорам боковой линии, чтобы окончательно убедить в причудливости всего сравнения.

В 1830 году два молодых натуралиста, Мейранкс и Лоренсе, представили Академии наук мемуары, в которых они сравнили головоногого моллюска с позвоночным, согнутым назад на уровне пупка, заявив, что у позвоночного в этом положении все его органы расположены в том же порядке, что и у головоногого моллюска. Жоффруа с энтузиазмом подхватил эту идею, увидев в ней дальнейшее применение своей главной идеи о единстве плана и композиции. Благодаря этому сравнению моллюски определенно заняли свое место в *Эшелоне природы* после суставчатых, как и утверждал Жоффруа в 1820 году, говоря, что крабы образуют связующее звено между другими ракообразными и моллюсками. [94] Это сравнение приблизило его к цели, которую он имел в виду, - отнесению всего строения животных к одному-единственному типу.

Но, отстаивая мемуары Мейранкса и Лоренсе, Жоффруа оказался в прямом антагонизме с Кювье, который считал, что каждое из его четырех "Объятий" имело отдельный и отчетливый план структуры. В документе, прочитанном в Академии в феврале 1830 г., [95] Кювье легко опроверг грубое сравнение головоногих моллюсков с позвоночными. Он привел диаграммы внутренних органов головоногого моллюска и позвоночного, согнутого назад способом, указанным Мейранксом и Лоренсе, и он подробно показал, что расположение основных органов было совершенно иным, что сходство было бы намного больше, если бы головоногого моллюска сравнивали с позвоночным, согнутым другим способом, [96] но даже тогда расположение органов не было бы прежним. Органы головоногих моллюсков тоже устроены по-другому. Он подводит итог своей критике, говоря: "Я даю верное и краткое выражение всем этим фактам, когда говорю, что головоногие моллюски имеют несколько общих с позвоночными органов, которые выполняют в обоих случаях сходные функции, но что эти органы по-разному расположены по отношению друг к другу и часто сконструированы иным образом; что они у головоногих моллюсков сопровождаются несколькими другими органами, которыми позвоночные не обладают, в то время как у последних, со своей стороны, есть много органов, которых у головоногих моллюсков нет" (стр. 257). Жоффруа не мог согласиться с таким взглядом на дело, основанным на здравом смысле, но боролся за свои трансцендентальные теории. Это было началом знаменитого спора между Жоффруа и Кювье, который так возбудил интерес Гете. Это была борьба между "сравнительной анатомией" и "морфологией", между телеологическим взглядом на структуру, основанным на здравом смысле, и абстрактным, трансцендентальным. Жоффруа выдвинул все свои теории о гомологии скелета рыбы скелету высших позвоночных и попытался доказать ими свой великий принцип единства плана и строения; Кювье взял гомологии Жоффруа одну за другой и показал, насколько слабой была их основа. Кювье был на верном пути, настаивая на наблюдаемом разнообразии структурных типов, и его обширные знания позволили ему одержать решающую победу. [97]

Этот спор не был, как нам иногда говорят, спором между сторонником эволюции и сторонником постоянства видов, хотя и поднял вопрос, на который теория эволюции должна была пролить некоторый свет.

В наши дни дарвинизма Жоффруа снискал небольшую посмертную славу как первый сторонник эволюции. То, что он действительно верил в эволюцию в ограниченной степени, несомненно; то, что его теория эволюции была, так сказать, побочным продуктом работы его жизни, также несомненно. Жоффруа был прежде всего морфологом и искателем единства, скрытого за разнообразием органических форм. Его теория эволюции практически не оказала влияния на его морфологию, поскольку он ни в какой степени не интерпретировал единство плана как

обусловленное общностью происхождения. Его морфологическая, неэволюционная точка зрения довольно четко выражена в нескольких местах *"Анатомической философии"*. Он не выводит строение высших позвоночных из более простого строения низших, но когда он находит у рыб часть на максимуме ее развития, он говорит о той же части, рудиментарной у высших форм, которая как бы хранится в резерве для использования у рыб. Так, говоря об эпизодической части у рыбы, которая образует центральную часть ее грудины, он говорит: "это рудиментарная кость у птиц (можно было бы почти добавить кость, которая у птиц припасена для этой участи), которой суждено сформировать в центре главный киль этой новой машины" (стр. 84). И снова, ссылаясь на гомологию ушных косточек с крышечными костями у рыб, "используя другие ресурсы, столь же скрытые и рудиментарные, Природа выгодно использует четыре крошечные косточки, находящиеся в слуховом проходе, и, увеличив их у рыб до максимально возможных размеров, формирует из них эти широкие ушные раковины ..." (стр. 85). Или вы можете пойти другим путем и начать с организации рыб; верхнечелюстные кости бесполезны для дышащих воздухом животных, поэтому они уменьшаются и используются для обслуживания уха, хотя от них мало пользы для слуха (стр. 46).

Здесь нет никакой мысли об эволюции; однако в более поздние годы его исследования ископаемых крокодилов привели его к рассмотрению возможности того, что современные виды произошли от допотопных. В отношении факторов трансформации он ссылается на гипотезы Ламарка. [98] В мемуарах 1828 года, [99] касаясь возможной генетической связи живых организмов с ископаемыми видами, он по-прежнему считает этот вопрос более или менее открытым. Хотя ископаемые виды в основном отличаются от живых видов, должны ли мы поэтому заключить, спрашивает он, что они не являются предками современных форм? Противоположная идея более естественно возникает в уме, ибо в противном случае пришлось бы повторить шестидневное творение и произвести новых существ в результате нового творения. Теперь это предположение, как бы оно ни противоречило древнейшим историческим традициям, недопустимо" (стр. 210). Из этой цитаты достаточно ясно, что Жоффруа думал только о трансформации допотопных видов, созданных Богом, и ни в коем случае не об эволюции всех видов от одного примитивного типа. В вопросах религии Жоффруа был ортодоксален. Далее он указывает на то, насколько велико сходство в существенной структуре между ископаемыми и живыми видами. Все они находят свое место в одной схеме классификации; не кажется ли, что все они являются модификациями "одного-единственного существа, того абстрактного существа или общего типа, которое всегда можно обозначить одним и тем же именем?" (стр. 211). Этот тип абстрактен, а не реален, и он, конечно, не задумывается как изначальный предок всех животных.

Наиболее полное развитие взглядов Жоффруа на эволюцию содержится в его мемуарах "Влияние мира на окружающую среду и изменение форм животных". [100] Здесь указывается на связь его теории эволюции с его морфологией. Принцип единства плана и композиции не может быть конечной целью зоологии; за ним должно последовать философское изучение *различий* между органическими формами. Причины этих различий следует искать в окружающей среде (стр. 66-7). Жоффруа, похоже, переходит здесь от чистой морфологии к причинной. Вполне вероятно, продолжает он, что живые виды произошли путем непрерывного зарождения от допотопных видов (стр. 74) и что в процессе этого они видоизменились под воздействием внешних воздействий.

Теперь из всех функций дыхание является наиболее важной, и при дыхании все регулируется. "Если допустить, что медленное течение столетий принесло в своем чередовании последовательные изменения в соотношении различных элементов атмосферы, то из этого строго необходимым следствием следует, что организация испытывала пропорциональное влияние от них" (стр. 76). Меняется дыхательная среда, вместе с ней меняются и виды или они исчезают (стр. 79). Возможно, мы можем видеть в акценте, который Жоффруа придает дыханию и респираторной среде, результат его постоянной одержимости сравнением рыб с позвоночными, дышащими воздухом.

В первый геологический период, мы читаем в других Мемуарах того же года, [101] когда процветали аммониты и *грифеи*, не могли существовать животные с горячей кровью и легкими. "Легкое, устроенное подобно легкому у млекопитающих и птиц, не было бы приспособлено к сущности дыхательного элемента, каким в моем представлении о нем была система окружающего воздуха" [102] (стр. 58).

Жоффруа не говорит нам точно, как среда должна воздействовать на организм; вся теория представляет собой не более чем набросок и указание пути для будущих исследований — и в этом она достаточно пророческая. Действие внешних агентов, по-видимому, рассматривалось как физическое, и организму не приписывалось никакой способности к активной адаптации.

Из отрывка в мемуарах "Sur la Vertèbre" мы, возможно, можем заключить, что он считал, что возрастающая сложность структуры обусловлена реализацией потенциальных возможностей, развитием частей, присутствующих у низших животных только в потенции — "организации ... только ждут благоприятных условий, чтобы подняться, путем добавления частей, от простоты первых образований к усложнению существ, стоящих во главе шкалы" (стр. 112). Эволюция происходит так, как позволяет окружающая среда, и в некотором смысле вопреки окружающей среде.

Он верил в сальтаторную эволюцию, поскольку считал, что низшие яйцекладущие позвоночные не могли превратиться в птиц путем медленной модификации, а только путем внезапной трансформации их легких, которая привела бы к появлению других характеристик птиц (стр. 80). Он также считал, что трансформации могут возникнуть путем чудовищного развития (стр. 86). В этой связи важны эксперименты, которые он проводил на курином яйце [103] с целью создания искусственных уродств, хотя его целью было скорее получить доказательство неадекватности гипотезы предварительного формирования. [104]

Представляется достаточно вероятным, что если бы Жоффруа развил свои взгляды на эволюцию, он, в конце концов, пришел бы к интерпретации единства плана в терминах генетического родства. Но как бы то ни было, он оставался на своей морфологической точке зрения. Он не интерпретировал рудиментарные органы как бесполезное наследие прошлого; он предпочитал думать, что природа приготовила двойные средства для выполнения одной и той же функции, одно из которых было преобладающим в зависимости от того, жило животное в воде или на суше. "Животному, живущему исключительно на воздухе, природа даровала организацию, подходящую для этого способа дыхания, не подавляя, однако, других соответствующих средств, то есть не лишая его второй системы, которая применима только к способу дыхания при посредничестве воды, *инаоборот*". [105]

Кажется, что он, по крайней мере в одном случае, уловил основную идею биогенетического закона, но был далек от того, чтобы оценить его значение. Он признал, что амфибия в своем развитии прошла через стадию, когда она была во всех существенных чертах похожа на рыбу, и он увидел в этой видимой трансформации картину эволюционной трансформации. "Амфибия", - пишет он, [106] " - это сначала рыба под названием головастик, а затем рептилия [*так в оригинале*] под названием лягушка.... В этом наблюдаемом факте реализуется то, что мы выше представили как гипотезу, а именно превращение одной органической стадии в стадию, непосредственно превосходящую ее ". Но неясно, рассматривал ли он развитие амфибии как *повторение* истории ее предков.

Однако он дошел до признания основного принципа закона, который был общим местом для немецкой трансцендентальной мысли и был позже развит его учеником Э. Серресом, закона о том, что высшие животные повторяют в ходе своего развития основные черты взрослой организации животных, стоящих ниже по шкале. Таким образом, он сравнивал рыб в отношении определенных частей их строения с плодами млекопитающих. Он сравнил также суставчатые с эмбриональными позвоночными в отношении их позвоночных, поскольку у высших позвоночных тело позвонка является трубчатым на ранней стадии развития, а у суставчатых тело позвонка остается трубчатым постоянно (*выше*, стр. 61). Что касается их позвоночных, "насекомые занимают определенное место в ряду возрастов и развитий позвоночных животных, то есть они реализуют одно из состояний своего эмбриона, как рыбы реализуют одно из состояний своего эмбрионального состояния". [107]

Этой идее было суждено оказать большое влияние на развитие морфологии. Дальнейшее развитие этой мысли состоит в том, что определенные аномалии у высших животных, возникающие в результате остановки развития, представляют собой состояния организации, которые постоянны у низших животных. [108]

До сих пор мы рассматривали теории Жоффруа в их применении к фактам. Далее мы переходим к обсуждению самих теорий и общей концепции живых существ, которая лежит в их основе.

Принцип единства плана и композиции является лейтмотивом творчества Жоффруа. В нем говорится, что одни и те же материалы организации можно обнаружить у всех животных и что эти материалы всегда находятся в одних и тех же общих пространственных отношениях друг к другу. "Материалы организации" не обязательно являются органами в физиологическом смысле, и действительно, принцип единства плана не может быть поддержан, если это единство относится только к органам. Это стало ясно Жоффруа, особенно в последние годы его жизни. В 1835 году он писал, говоря о принципе единства плана: "Более того, я восстановил этот принцип и добился для него универсальности применения, показав, что не всегда органы в целом, а просто материалы, составляющие каждый орган, могут быть сведены к единству". [109] Даже в "*Анатомической философии*" он имеет дело скорее с частями, чем с органами; он имеет дело, например, с элементарными частями грудины, а не с органом "sternum" в его целостности. Функции грудины различны, и основную защитную функцию грудины могут выполнять совершенно другие части тела, *например*,, ключицы у рыб, которые защищают сердце. [110]

Истинная гомология может быть установлена между организационными материалами, но не всегда между органами, которые могут состоять из разных "материалов".

Почти как следствие этого возникает дальнейшее мнение о том, что форма не имеет большого значения при определении гомологий. Орган, по сути, является инструментом для выполнения определенного вида работы, и его форма определяется выполняемой им функцией. Органы, выполняющие одну и ту же функцию, обычно схожи по форме, хотя элементарные материалы, из которых они состоят, могут отличаться. Это видно во многих случаях конвергенции. Следовательно, органы, которые выполняют одну и ту же функцию и схожи по внешней форме, необязательно гомологичны. И наоборот, один и тот же комплекс материалов, скажем, передняя конечность, может принимать самые разнообразные формы в зависимости от изменения функции органа, но гомология сохраняется, несмотря на изменение формы. Соответственно, форма является одним из наименее важных элементов, которые необходимо учитывать при определении гомологии. "Природа, - писал он в одной из своих ранних работ, - стремится повторять одни и те же органы в том же количестве и в тех же соотношениях и до бесконечности меняет только их форму. В соответствии с этим принципом я должен буду делать свои выводы при определении костей рыбьего черепа не из рассмотрения их формы, а из рассмотрения их соединений". [111]

И снова, сравнив позвонок зубра с брюшным сегментом краба, он говорит: "Я настаивал на идентичности, которая распространялась на наименее важное из всех отношений - отношение формы". [112]

Морфологическими единицами или организационными материалами Жоффруа в случае скелета, с которым в основном связаны его исследования, были отдельные кости. Но интересным моментом является то, что он искал элементы своего скелета в эмбрионе и рассматривал каждый отдельный центр окостенения как отдельную кость. Срастание костей, первоначально разделенных, является одним из наиболее обычных событий в развитии, и это явление, которое больше, чем любое другое, имеет тенденцию затушевывать гомологии. Из-за его срастания с верхнечелюстными костями межчелюстная мышца у человека не была обнаружена до тех пор, пока Вик д'Азир и Гете не обнаружили ее отдельно у эмбриона. По-видимому, совершенно независимо от Гете, Жоффруа додумался до этого плана поиска в зародыше первичных элементов или материалов организации. В ранней статье о черепе позвоночных, [113] где он пытается показать, что каждая кость черепа рыбы имеет свой гомолог в черепе высших позвоночных, он сталкивается с трудностью, заключающейся в том, что в черепе рыбы больше костей, чем в черепе высших позвоночных. "Получив вдохновение, - пишет он, - подсчитать столько костей, сколько имеется отчетливых очагов окостенения, и последовательно опробовав этот метод, я смог оценить правильность идеи: рыбы на самых ранних стадиях своего развития находятся в тех же условиях, что и эмбрионы млекопитающих, и, следовательно, подтверждаю теорию" (стр. 344). Точно так же, рассматривая гомологию элементов грудины (*выше*, стр. 57), он рассматривает как отдельные кости "придатки" грудины у птиц, хотя они отделены только у молодых.

Если одни и те же материалы организации присутствуют у всех животных и если они расположены всегда в одних и тех же положениях относительно друг друга, то как получается, что формы животных так разнообразны, какое объяснение можно предложить разнообразию органической структуры? Главный ответ Жоффруа на этот вопрос - его *Политика баланса*. Закон был провозглашен им уже в 1807 году. [114] Мы берем следующую цитату, которая наиболее близко отражает его мысль, из *Курса естественной истории млекопитающих* (1829). "Согласно нашему взгляду на организацию млекопитающих, существует только одно животное,

модифицированное обратным реципрокным изменением всех или некоторых его частей. Итак, из того факта, что существует только одно обычное животное, следует, что для каждой части его компонентов или для каждого из его органов доступно только определенное количество формирующих материалов. Теперь предположим, что распределение этих материалов не было произведено таким образом, чтобы обеспечить точное равновесие между всеми заинтересованными частями, один орган получит больше своей доли, другой меньше. Мой закон компенсации органов основан на этих принципах" (i., *Leçon* 16, стр. 12). "Атрофия одного органа оборачивается выгодой для другого; и причина, по которой это не может быть иначе, проста, это потому, что нет неограниченного запаса вещества, необходимого для каждой специальной цели". [115] Доступный питательный материал ограничен для каждого вида; если одна часть получает больше своей доли, другие части должны получать меньше — это все, что означает закон. В качестве примера возьмем миниатюрность эпистернальных и мечевидных отростков у птиц, контрастирующую с огромными размерами энтостернальных. "Крошечность эпистерналов и мечевидных отростков может быть объяснена тем, что этот гигантский кусок отводит питательную жидкость себе на пользу, поскольку чем он больше, тем меньше они". [116]

Имея дело с теориями Жоффруа, нужно постоянно помнить, что он был не эволюционистом, а чисто морфологом. Поэтому, возможно, требовать от него объяснения причин разнообразия — это слишком много. Морфолог описывает, классифицирует, обобщает; он не ищет причин. Но мы должны оставить этот вопрос в стороне, чтобы обсудить, насколько теория Жоффруа о единстве плана и композиции соответствует фактам. Как неоднократно признавал сам Жоффруа, его теория была *априорной*, теорией, созданной путем поспешной индукции, затем возведенной в принцип и наложенной на факты. Он не более, чем Гете, извлек свой принцип из достаточной массы данных.

Теперь он обнаружил, что его теория в чистом виде неосуществима; он обнаружил, например, что скелет рыб нельзя сравнивать напрямую, кость за костью, со скелетом высших позвоночных; ему пришлось признать различия в расположении целых наборов органов в двух группах, ему пришлось признать различные *метастазы*, прежде чем он смог привести скелет рыб в соответствие. И эти метастазы обусловлены функциональными требованиями — например, переднее положение грудины и органов грудной клетки у рыб является адаптацией к плаванию.

Таким образом, он демонстрирует не столько единство плана целых организмов, сколько единство плана отдельных соответствующих им частей. Таким образом, он не доказывает и не пытается доказать, что суставчатые во всех отношениях подобны позвоночным, а просто что их скелет построен по тому же плану, что и у позвоночных. Остальные органы, хотя и сравнимы с органами позвоночных, находятся в иных отношениях к скелету. Следовательно, Членораздельное, по его собственному признанию, *в целом* построено по тому же общему структурному плану, что и позвоночное.

Далее, он не всегда остается верен своим принципам, поскольку устанавливает гомологию частей не только по их соединениям, но иногда и по их функциям. Таким образом, грудина, или, скорее, комплекс элементов грудины, определяется и обнаруживается в конкретных случаях не только по ее соединениям, но и по ее функциям. Каркас жабр частично гомологичен каркасу легких не потому, что отношения каркаса к остальному скелету одинаковы у рыб и позвоночных,

дышащих воздухом, а просто потому, что жабры считаются эквивалентами легких — сравнение чисто физиологическое.

Даже с учетом этих уступок функциональному взгляду на живые существа Жоффруа не смог подтвердить свое утверждение о том, что все животные устроены по одному и тому же плану. Его аргументы не убедили современников, и Кювье, в частности, подверг их разрушительной и действительно окончательной критике.

Уже упоминавшаяся статья, в которой Кювье опроверг предложенное трансценденталистами сравнение головоногих и позвоночных, имеет большое значение, поскольку в ней яснейшим образом излагается радикальное противопоставление функционального и формального подходов к живым существам.

Кювье указывает, что если под единством состава подразумевается идентичность, то утверждение о том, что все животные имеют одинаковый состав, просто неверно — сравните полипа с человеком! — с другой стороны, если под единством подразумевается просто сходство или гомология, утверждение верно в определенных пределах, но оно использовалось как принцип со времен Аристотеля, и теория единства состава оригинальна лишь постольку, поскольку она ложна. Однако он признает, что Жоффруа ухватился за множество скрытых гомологий, особенно благодаря своему ценному открытию важности внутренней структуры. Во всем этом Кювье, несомненно, прав. Единства плана и композиции, как это представлял себе Жоффруа, просто не существует. Кювье продолжает говорить, что этот принцип Жоффруа, в сильно измененной форме, в которой он может быть принят и был принят на заре зоологии, не является единственным принципом науки. Напротив, это всего лишь второстепенный принцип, подчиненный более высокому и плодотворному принципу, а именно принципу условий существования, приспособления (*условности*) частей, координации частей для той роли, которую животное должно играть в Природе. "Это истинный философский принцип, - говорит он, - из которого можно вывести возможность определенных сходств и невозможность некоторых других; это рациональный принцип, из которого следует принцип единства плана и композиции и в котором в то же время обнаруживаются те пределы, которыми некоторые хотели бы пренебречь" (стр. 248).

Позиция Жоффруа прямо противоположна. Он считает, что принцип единства плана и композиции является истинной основой естественной истории, [117] и что это единство ограничивает возможные трансформации организма. Так, говоря о влиянии дыхательной среды, он говорит: "Тем не менее это влияние внешнего мира, если оно когда-либо становилось причиной нарушения организации, неизбежно должно было быть ограничено довольно узкими рамками; животные должны были противопоставлять ему определенные условия, присущие их природе, существование одних и тех же составляющих их материалов и явную тенденцию походить друг на друга и неизменно воспроизводить один и тот же первичный тип". [118] Единство плана и композиции, с этой точки зрения, предшествует адаптации и ограничивает адаптацию. Точка зрения Кювье, напротив, заключается в том, что необходимость функциональной и экологической адаптации объясняет повторение одних и тех же типов структуры. Из всех возможных комбинаций органов существует лишь несколько жизнеспособных типов — тех, структура которых приспособлена к их жизнедеятельности. Поэтому разумно, чтобы эти несколько типов повторялись в бесчисленных экземплярах. Чтобы

оценить точку зрения Кювье, нужно помнить, что он не был одержим, в отличие от нас, идеей эволюции.

Кювье мыслил в терминах органов, а не в терминах "организационных материалов". Он считал, что сходство между органами одного класса животных и органами другого обусловлено сходством их функций. "Итак, давайте заключим, что если и есть сходство между органами рыб и органами других классов, то только в той мере, в какой существует сходство между их функциями". [119] Существует всего несколько видов органов, каждый из которых приспособлен для определенной функции, и эти органы обязательно повторяются от класса к классу.—"Поскольку животный мир получил лишь ограниченное количество органов, неизбежно, что по крайней мере некоторые из этих органов должны быть общими для нескольких классов". [120]

Жоффруа мыслил в терминах "материалов", частей с неопределенным назначением, частей, которые могли бы выполнять любую функцию. Он настаивает на необходимости пренебрегать функцией при определении единства композиции. Он считает, что в прямой противоположности интерпретации Кювье структурного сходства как обусловленного сходством функций, единство композиции является первичным фактом, а сходство функций второстепенным. В своем ответе в "*Маммиферах*" (1829) на критику Кювье в "*Естественной истории Пуассонов*" (1828) он настаивает на необходимости исключения функции из рассмотрения при любом подлинно философском рассмотрении сравнительной анатомии (*Discours pré.*, стр. 25). Кювье считал, что функция определяет структуру или, по крайней мере, что необходимость адаптации управляет преобразованиями формы. Жоффруа считал, что структура определяет функцию, что изменения структуры, как бы они ни возникали, вызывают изменения функции. "У животных, - пишет он, - нет никаких привычек, кроме тех, которые вытекают из строения их органов; если последнее меняется, то таким же образом меняются и все их пружины действия, все их способности и все их поступки". [121]

Опять же, "вегетарианский режим навязан четвероруким из-за того, что у них довольно просторный желудок и кишечник средней длины". [122] Рука летучей мыши изменилась настолько, что она не может летать. [123]

Лучшим примером настойчивости Жоффруа в отношении приоритета структуры над функцией и, следовательно, его чисто морфологической позиции, возможно, является его интерпретация, на которую уже ссылались, придатков суставных костей. Сегменты суставных являются, по его словам, эквивалентами тел позвоночных высших форм. Теперь "из того обстоятельства, что позвонок является внешним, следует, что ребра тоже должны быть такими; и, поскольку невозможно, чтобы органы такого размера могли оставаться пассивными и абсолютно функциональными, эти огромные руки, постоянно находящиеся в распоряжении животного, поставлены на службу прогрессированию и становятся его эффективными инструментами". [124] Ребра становятся опорно-двигательными придатками.

Мы можем сравнить аналогичную мысль с тем, что ушные косточки - это просто ушные косточки, уменьшенные и использованные для других целей.

Жоффруа не мог не признать корреляции структуры с функцией, поскольку это факт, который бросается в глаза каждому наблюдателю. Он также признал корреляцию между функциями, например, когда указал на связь между учащенным дыханием и усиленной мышечной

активностью у птиц. [125] Он иногда интерпретировал структуру с точки зрения функции, короткую, сильную ключицу крота как приспособление к рытью, килевидную грудину птиц как приспособление к полету и так далее. Но мы можем сказать, что вся его склонность заключалась в том, чтобы пренебрегать функцией, рассматривать ее как вспомогательную. Он протестует против перехода от функций и привычек к структуре как "злоупотребления конечными причинами". [126] Он не был так убежден, как Кювье, в исключительной важности функциональной корреляции; вероятно, эта точка зрения была подтверждена его работой по тератологии. Его не удивило, что насекомые, у которых исчезли легкие, сердце и кровообращение (!), тем не менее, должны иметь скелет, построенный по тому же плану, что и скелет позвоночных, обладающих этими органами; взаимосвязь систем органов не настолько тесна, чтобы препятствовать этому. [127] Точно так же, хотя все другие органы насекомого находятся внутри тела позвоночного, они все же сравнимы с органами позвоночных. [128] Существование рудиментарных органов также казалось ему аргументом против слишком строгого соотношения частей.

Контраст между телеологической установкой, настаивающей на приоритете функции перед структурой, и морфологической установкой, убеждающей в приоритете структуры перед функцией, является одним из самых фундаментальных в биологии.

Кювье и Жоффруа - крупнейшие представители этих противоположных взглядов. Кто из них прав? Есть ли в единстве и разнообразии органических форм не что иное, как результаты функциональной адаптации, или Жоффруа прав, настаивая на элементе единства, который не может быть объяснен в терминах адаптации? Если существует непреодолимый элемент единства, есть ли доля истины в предположении Жоффруа о том, что это единство является результатом силы, которая проявляется в мире атомов, где элементы имеют неизменный характер? [129]

Проблема, как ее понимали Жоффруа и Кювье, не была эволюционной. Но для эволюциониста проблема остается неизменной, и теория эволюции - это, по сути, попытка решить ее в том или ином направлении. Теории, такие как теория Дарвина, которые предполагают случайную вариацию, которая не является в первую очередь реакцией на изменения окружающей среды, решают проблему в смысле Жоффруа. Теории, подобные теории Ламарка, которые постулируют активную отзывчивую самоадаптацию организма, по сути, являются продолжением и завершением мысли Кювье.

[86] "Mémoire sur les rapports naturels des makis," *Magasin Encyclopédique*, vii.

[87] Предварительные обсуждения, стр. xv.-xxiv.

[88] *Этюды прогрессивных натуралистов*, стр. 50, Париж, 1835.

[89] *Анатомическая философия.*, i., Введение, стр. 1.

[90] "Sur une colonne vertébrale et ses côtes dans les insectes apiropodes," (*Acad. Sci.*, Feb. 12, 1820). Напечатано в *Изиде*, стр. 527-52, 1820 (2).

[91] "Об организации насекомых", стр. 458. *Изида*, стр. 452-62, 1820 (2).

[92] *Память. Mus. d'Hist. nat.*, ix., стр. 89-119, Pls. v-vii.

[93] *Sur l'organisation des insectes*, p. 459.

[94] *Изида*, стр. 549.

[95] Опубликовано в *Ann. Sci. Nat.*, xix., стр. 241-59, 1830.

[96] *Ср. Аристотеля (выше, стр. 10).*

[97] Для описания противоречия можно сослаться на I. Жоффруа Сент-Илера, *Научные исследования и доктрины Этьена Жоффруа Сент-Илера*, Париж, 1847; также Semper, *Arb. zool. зум. Учреждение. Würzburg*, iii., 1876-7, K. E. von Baer, *Lebensgeschichte Cuviers*, ed. L. Stieda, 1897, and J. Kohlbrugge, in *Zoolog. Аннален*, v., стр. 143-95. 1913.

[98] "Исследования организации Гавиалов", *Память. Исторический музей.*, xii., 1825.

[99] *Память. Mus. d'Hist. nat.*, xvii., стр. 209-29.

[100] *Память. Акад. наук.*, xii., стр. 63-92, 1833.

[101] *Память. Акад. наук.*, xii., стр. 43-61, 1833.

[102] Французский стиль Жоффруа временами невероятно плох, и более или менее буквальные переводы его предложений могут показаться странными!

[103] *Память. Mus. d'Hist. nat.*, xiii., стр. 289, 1826.

[104] *Примечание. Mus. d'Hist. nat.*, xviii., стр. 221, 1828. Его тератологическая работа важна и в основном содержится во втором томе *Анатомической философии*.

[105] *Фил. anat.*, i., стр. 449.

[106] *Память. Акад. наук.*, xii., стр. 82, 1833.

[107] *Память. Mus. d'Hist. nat.*, ix., стр. 101, 1822.

[108] *Cours de l'histoire naturelle des Mammifères*, i., Leçon 3, p. 13, 1829.

[109] *Этюды прогрессивных натуралистов*, стр. 59, ф.н.э., Париж, 1835.

[110] *Фил. Anat.*, i., стр. 444.

[111] *Ann. Mus. d'Hist. nat.*, x., стр. 344, 1807.

[112] *Isis*, стр. 534, 1820 (2).

[113] *Ann. Mus. d'Hist. nat.*, x., стр. 342-65, 1807.

[114] *цит. по:*, x., стр. 343.

[115] *Фил. anat.*, i., 450, f.n. *Ср. Аристотель (выше, стр. 11).*

[116] *Цит. по.*, стр. 136.

- [117] *Маммифере*, i., Предварительные беседы, стр. 18.
- [118] *Фил. анат.*, i, стр. 208.
- [119] Кювье и Валансьен, *История. нац. Poissons*, i., p. 550, 1828.
- [120] Кювье и Валансьен, *документальное издание*, стр. 544.
- [121] *Маммифере*, i., *Leçon* 4, стр. 17.
- [122] *Цит. по*, *Leçon* 5, стр. 8.
- [123] *Loc. cit.*, *Leçon* 13, стр. 6.
- [124] *Isis*, стр. 539, 1820 (2).
- [125] *Маммифере*, i., *Лесон* 4, стр. 6.
- [126] *Маммиферы*, Предварительные беседы, стр. 7.
- [127] *Изида*, стр. 460, 1820 (2).
- [128] *Память. Mus. d'Hist. nat.*, ix., стр. 102, 1822.
- [129] *Память. Акад. наук.*, xii., стр. 76, 1833.
-

ГЛАВА VI

ПОСЛЕДОВАТЕЛИ ЭТЬЕНА ЖОФФРУА СЕНТ-ИЛЕРА

Теории Жоффруа не были общеприняты его современниками, но его методы оказали значительное влияние, особенно во Франции, где многие написали эссе по чистой морфологии.

Его главным последователем был Серрес, который действительно упоминается в "*Анатомической философии*" как соратник. Серрес был в первую очередь медицинским анатомом; его интересовали анатомия человека и эмбриология, нормальная и патологическая.

Его лучшей ранней работой была *Сравнительная анатомия Серво* (1824-26), которая встретила лестный прием у Кювье. [130] Он придавал большое значение развитию головного и спинного мозга у разных классов и быстро указал на аналогии не только между взрослыми, но и между эмбриональными структурами. Он уделял большое внимание случаям корреляции и отметил очень многие; он наблюдал, например, постоянную связь между развитием спинного мозга и четырехгранных тел, а также между размером четырехгранных тел и объемом зрительных нервов и глаз. В этом безошибочно чувствуется влияние Кювье.

С ранними теоретическими взглядами Серра можно ознакомиться в серии статей в *Annales des Sciences naturelles*, [131] под общим названием *Исследования трансцендентной анатомии, исследование прикладных методов органической патологии*, также опубликовано отдельно. Мы следуем этим статьям в нашем изложении доктрины Серра, приберегая для будущей главы (глава XII.) рассмотрение его зрелых взглядов тридцатью годами позже.

В первом из них он указывает на то, что ни положение, ни функция не оказались в целом достаточными для установления гомологий. В первые дни анатомы руководствовались формой; когда форма их подводила, они отслеживали изменения органа на протяжении всей серии животных, рассматривая его функцию. Этот метод был достаточно удовлетворительным в отношении органов питательной жизни. Но в органах жизни взаимоотношений, в нервной системе, функции частей было трудно обнаружить, а их форма была очень изменчивой. Следовательно, требовался новый принцип, и Серр нашел его в мысли, которой он, вероятно, обязан немецким трансценденталистам (см. [Главу VII.](#)), что постоянное строение низших животных можно сравнить с фазами развития высших, и особенно человека, или, как он выразился, что сравнительная анатомия часто была только фиксированным и постоянным антропогенезом, а антропогенез - беглой и преходящей сравнительной анатомией (xi., стр. 106).

"Поднимаясь к первым формациям, - пишет он, - трансцендентальная анатомия признала, что один и тот же орган, какой бы сложной ни была его окончательная форма, повторяет в своих переходных состояниях органические простоты низших классов. Таким образом, примитивное сердце птиц было прежде всего каналом, затем карманом или единственной полостью и, наконец, сложным органом данного класса. Таким образом, было замечено, что сравнительная анатомия повторяется и воспроизводится эмбриогенезом" (xii, стр. 85).

Он объясняет факт повторения так: "у животных, принадлежащих к низшим классам, *формирующая сила*, какой бы она ни была, имеет менее энергичный импульс, чем у высших животных, и, следовательно, органы проходят только часть преобразований, которым подвергаются органы высших форм; и именно по этой причине они постоянно демонстрируют органические предрасположенности, которые являются лишь временными у эмбриона человека и высших позвоночных. Отсюда эти двойные аорты, эти двойные полые вены, которые более или менее постоянно наблюдаются у рептилий" (xii, стр. 48).

Количество стадий эмбриогенеза пропорционально сложности взрослого организма; чем моложе эмбрион, тем проще его органы — такова общая формула взаимоотношений эмбриона и взрослого организма. Но здесь в доктрине параллелизма Серра возникает сложность. Он заметил, что эмбриональные органы не всегда развиваются целю, путем простого роста, но часто образуются путем объединения отдельно сформированных частей или слоев. Таким образом, почка у человека образуется в результате слияния нескольких "маленьких почек", а спинной мозг достигает своего полного развития путем наложения внутри него последовательных слоев. На него произвел большое впечатление этот факт, который, будучи убежденным сторонником эпигенеза, он с большим эффектом использовал против преформистских теорий. "Этот метод изолированного формирования, - писал он, - наблюдается на ранних стадиях в щитовидной железе, печени, сердце, аорте, кишечном канале, матке, предстательной железе, клиторе и пенисе" (xi, стр. 69). Точно так же при развитии скелета окостенение происходит из отдельных центров, отверстия образуются путем сращивания отдельных костей вокруг них. В своих мемуарах "*Лоис д'Остеогени*" (1819) Серр установил несколько законов окостенения, основанных на этом принципе раздельного формирования. [\[132\]](#)

Как согласовать факт множественного образования с принципом повторяемости, согласно которому органы являются простейшими у раннего эмбриона и у низших животных? Но наблюдения показывают, что, как правило, чем дальше вы спускаетесь по шкале, тем более

разделенными становятся органы — например, тем многочисленнее кости черепа. Таким образом, существует параллель между множественным формированием органов у эмбрионов высших позвоночных и их раздробленным состоянием у низших. Возьмем, к примеру, почку. У рода *Felisi* у птиц каждая почка имеет две доли, у слона - четыре, у выдры - десять, у быка - от двенадцати до четырнадцати. Человеческая почка в своем развитии начинается примерно с дюжины долей, и их количество уменьшается по мере роста почки. Таким образом, постоянное состояние почки у упомянутых животных воспроизводится стадиями ее развития у человека (xii, с. 126).

Точно так же на втором или третьем месяце матка человеческого эмбриона становится двурогой, а затем проходит стадии, сравнимые со взрослой и постоянной маткой грызунов, жвачных и плотоядных животных. В развитии человеческого эмбриона действительно есть период, когда он многим своим органам напоминает взрослую стадию различных низших животных. Примерно в это же время у него появляется хвост.

Отметим, что теория параллелизма Серра применима, строго говоря, только к органам, а не к организмам, хотя он тоже легко впал в ошибку, предположив, что организацию эмбриона в целом можно сравнить с организацией взрослого животного, стоящего ниже по шкале. Так он написал в одной из своих более поздних статей [133] — "Как ясно показали наши исследования, животное, занимающее высокое положение в органической шкале, достигает этого ранга, только пройдя через все промежуточные состояния, которые отделяют его от животных, помещенных ниже него. Человек становится человеком только после прохождения переходных организационных состояний, которые уподобляют его сначала рыбе, затем рептилиям, затем птицам и млекопитающим". Серр не был полностью свободен от присущего трансценденталистам греха поспешных обобщений.

Закон параллелизма применим не только к позвоночным, но и к беспозвоночным. В короткой статье [134] от 1824 года Серр попытался объяснить нервную систему беспозвоночных. Он считал, что у беспозвоночных отсутствует спинномозговая ось позвоночных, и их нервная система является гомологом симпатической системы позвоночных. Если связь беспозвоночного с нервной системой позвоночных установлена таким образом, можно ли свести нервную систему беспозвоночных к одному плану? Не представляется возможным установить общий план для нервной системы взрослого человека. Но примените принцип параллелизма, который оказался столь ценным в пределах ряда позвоночных. Рассматривая насекомых как высший класс, мы обнаруживаем, что в развитии их нервной системы есть три стадии; на первой нервная система состоит из двух отдельных нитей, на второй нити соединяются вокруг пищевода, на третьей они соединяются также сзади. Теперь в *Bulla aperta* стадия (1) постоянна; в *Clio, Doris, Aplysia, Tritonia, Sepia, Helix* стадия (2) постоянна, а в *Unio* - стадия (3). Фактически, все разновидности нервной системы моллюсков подразделяются на тот или иной из этих трех классов. "Из этого следует, что в отношении своей нервной системы моллюски являются более или менее развитыми личинками насекомых" (стр. 380). Закон параллелизма здесь применим к отдельным системам органов, но в более поздние годы Серр применил его и к целым организациям, заявив, что низшие беспозвоночные были постоянными зародышами высших.

В статье 1834 года, на которую уже ссылались, Серрес продвинул свои рассуждения дальше и попытался установить единство типа всех животных, как позвоночных, так и беспозвоночных —

любимое занятие трансценденталистов. Бесспорно, признает он, что взрослые беспозвоночные совершенно отличаются по строению от взрослых позвоночных, "но если рассматривать их как то, за что я их принимаю, а именно как *постоянные зародыши*, и если сравнивать их организацию с эмбриогенезом позвоночных, то можно увидеть, что различия исчезают, а из их аналогий возникает множество неожиданных сходств" (*цитата*, стр. 247).

Последний пункт доктрины Серра, требующий замечания, - это его интерпретация аномалий как часто сопоставимых с уровнями строения, постоянными у низших животных. Таким образом, двойная аорта, которая может возникнуть как аномалия у человека, является нормальным и постоянным состоянием у рептилий. Эту идею он, конечно же, позаимствовал у Этьена Жоффруа Сент-Илера. Это получило дальнейшее развитие в его "*Теории формаций и эволюции органических аппликаций в сравнительной анатомии монстров*" (1832) и в его последних больших мемуарах 1860 года (см. Ниже, стр. 205).

В 1816 году появилась прекрасная работа Ж. К. Савиньи о гомологии придатков суставных костей. Это была точка зрения чистой морфологии. "Я убежден, - писал он, - что, когда будет проведено более полное исследование рта насекомых, собственно так называемых, то есть имеющих шесть ног и две антенны, будет обнаружено, что какую бы форму они ни имели, она всегда, по существу, состоит из одних и тех же элементов.... Орган остается тем же самым, только функция видоизменяется - таков постоянный план Природы". [135] В этом можно проследить влияние Жоффруа; но работа была очень свободна от преувеличений трансценденталистов, и многие гомологии Савиньи принимаются даже сегодня. В первых мемуарах речь шла о ротовых частях насекомых; во вторых - о передних придатках суставчатых костей в целом. Савиньи показывает, что ротовые части насекомых могут быть сведены к типу, показанному у прямокрылых, где четко видны две нижние челюсти, две верхние челюсти и нижняя губа, образованная слиянием двух вторых верхних челюстей. Все другие насекомые имеют такие же ротовые органы, расположенные в том же порядке, как бы сильно ни была изменена их форма в ответ на новые функции. Далее он сравнивает передний набор придатков в длинном ряду сочленений, у *Julus*, *Scolopendra*, *Cancer*, *Gammarus*, *Cyamus*, *Nymphon*, *Phalangium*, *Apus*, *Caligus*, *Limulus* и некоторых других. Для ракообразных он установил общепринятую в настоящее время гомологию нижних челюстей с челюстями насекомых, первой и второй пар верхних челюстей с частями, названными так у насекомых, и так далее. Ему совершенно ясно, что челюстноногие ракообразные являются гомологами ног шестиногих. "Их расположение должно наводить на мысль, что шесть передних лапок *Julus*, то есть все лапки шестинога, здесь превращены в челюсти" (*лок. цит. по*, стр. 48). У *сколопендры* также наблюдается аналогичное превращение двух пар ног во вспомогательные челюсти. У *Gammarus*, где есть только первая пара верхнечелюстных, две другие пары "ретрансформировались" в ноги. Мы находим, что он подкрепляет свое сравнение трех передних пар ног у *Julus* с тремя парами ног у насекомых аргументом, взятым из эмбриологии; поскольку только первые три пары ног присутствуют у *Julus* при рождении (Дегир), "наблюдение, которое вместе с их положением должно приводить к тому, что их следует рассматривать как представителей шести грудных ног Hexapoda" (стр. 44).

Его сравнение придатков паукообразных с придатками насекомых и ракообразных очень любопытно. За отправную точку он берет *циамус*, у которого есть усики (две пары) и ротовые части (четыре пары), как у многих ракообразных, а затем семь пар ног; он сравнивает с ним *нимфону*, у которой всего семь пар придатков. Эти придатки он гомологирует семи парам

ножек *Suatus*, так что первый придаток у *Нимфоны* соответствует седьмому придатку у *Suatus*. Эта гомология распространяется на всех паукообразных; их первые две пары придатков, как бы они ни были модифицированы как "ложные" мандибулы и "ложные" максиллы, на самом деле соответствуют второй и третьей верхнечелюстным у ракообразных и второй и третьей парам ног у насекомых. Интересно отметить, что он рассматривает *Limulus* как паукообразное, указывая, что между *Apus* и *Limulus* такая же разница, как между *раком* и *фалангуумом*. Он описывает "гнатобазы" у *Phalangium* и *Limulus*. Мы можем отметить, что он имел лишь малейшее представление о современной доктрине о том, что все придатки суставчатых состоят из базального сустава, несущего внутреннюю и внешнюю концевые части, поскольку он отмечает, что "усики" верхнечелюстных ракообразных придают придатку такой же раздвоенный вид, как придаткам брюшка и грудным ножкам *Mysis* (стр. 50).

В. Одуэн в своих мемуарах "*Анатомические исследования грудной клетки суставов животных*", [136] применил принцип единства плана и композиции к экзоскелетам насекомых, ракообразных и паукообразных. Его руководящими идеями были: "(1) скелет сочленяющихся животных состоит из определенного количества частей, которые либо различны, либо тесно срослись друг с другом; (2) что во многих случаях некоторые фрагменты уменьшаются или вообще исчезают, в то время как другие достигают чрезмерного развития; (3) увеличение размера одной части, по-видимому, оказывает на соседние части своего рода влияние, которое объясняет все различия, обнаруживаемые между особями каждого отряда, семейства и рода" (сентябрьская копия, стр. 16р. Жоффруа уже заявлял, без доказательств, что части скелета членистоногих, как бы они ни менялись по форме и размеру, остаются верными принципу соединений, по крайней мере, в местах их прикрепления. [137] Одуэн подробно продемонстрировал это своим точным и детализированным определением фрагментов скелета членистоногого. Он понял, что тело членистоногих состоит из ряда похожих колец и что даже компактная голова насекомых состоит из сросшихся сегментов. В каждом сегменте Одуэн различал фиксированное количество твердых хитиновых частей, спинной бугорок, брюшную грудину, латеральный "фланг" из трех частей, которые можно было узнать по их положению относительно друг друга. Многие из предложенных им названий используются до сих пор; именно он ввел термины "переднегрудь", "мезоторакс" и "метаторакс" для обозначения трех сегментов грудной клетки насекомого. Он использовал *Принцип равновесия* Жоффруа для объяснения случаев коррелятивного развития, таких как связь между размером передних крыльев и развитием мезоторакса. В другой работе Одуэн сравнил три части спинного скелета трилобитов с тергумом и верхней частью "фланка". [138] В третьей статье примерно того же времени он попытался установить гомологию сегментов во всем Артикуляционном ряду — с меньшим успехом, чем Савиньи.

Позже, совместно с Милн-Эдвардсом, он продемонстрировал единство состава нервной системы ракообразных, показав, как концентрированная система краба была сформирована тем же рядом ганглиев, что и у макруры.

Энтомолог Латрейль также занимался проблемой гомологии сегментов у различных классов членистоногих (Кювье, *лок. цит. по*, стр. cclxxii.). Он думал, что может найти пятнадцать сегментов у всех членистоногих. Он сделал ретроградный шаг, сравнив голову насекомых с одним сегментом. Но некоторые из его гомологий продемонстрировали морфологическую проницательность, например, его сравнение "первых челюстей" паукообразных с антеннами, потому что они располагались над верхней губой. Именно он первым указал на сходство

листовидных жабр личинок эфемерид с крыльями и предположил, что крылья - это "что-то вроде трахейных ножек".

Он также внес довольно туманный и умозрительный вклад по окенийским линиям в проблему отношения членистоногих к позвоночным, уподобив панцирь ракообразных чрезвычайно развитой подъязычной кости, придатки хвоста - брюшному и анальному плавникам рыб. Жевательными органами членистоногих были челюсти, разделенные симфизом; усики, ноздри вывернуты наружу внутрь.

Дюже также провел сравнение суставчатых с позвоночными. [139] Он не принял позвоночную теорию Жоффруа скелета членистоногих, хотя и признал, что у членистоногих дорсальная поверхность обращена к земле, основывая это предположение на положении нервной системы, а также, что достаточно любопытно, на перевернутом положении эмбриона на нижней поверхности желтка. Он считал, что нижние челюсти и первая челюсть членистоногих были гомологами верхней и нижней челюстей позвоночных, приводя в качестве подтверждающего доказательства тот факт, что у змей ветви разделены. Половая губа была эквивалентом подъязычной кости, губные щупики и верхнечелюстные ножки - эквивалентом "подъязычных" элементов, образующих жаберные дуги.

Но главным вкладом Дюже в морфологический метод была его концепция живого организма как колонии меньших единиц, которые сами по себе были настоящими "организмами".

"Подорганизмом" автор подразумевает комплекс органов, которых, взятых вместе, достаточно, чтобы составить, в идеале или фактически, полноценное животное. "Организм" - это, так сказать, элементарное или простое животное; несколько организмов, объединенных, образуют сложное животное" (стр. 255). Дюжес воспользовался этим принципом, который впервые был предложен ему в работе А. Мокен-Тандона "О пивке" (1827), как большим подспорьем в демонстрации единства плана и композиции во всем животном царстве. [140] Согласно его мнению, существует три основных типа животных — (1) Бисериальные, включая двусторонне симметричных животных, состоящих из двух параллельных рядов "организмов"; (2) Лучистые, состоящие из "организмов", расположенных подобно спицам колеса; и (3) Кистевидные животные, у которых отдельные "организмы" расположены более или менее нерегулярно, группами (стр. 257). Предполагается, что единый "организм" во всем одинаков, различается только устройством. Дюжес, конечно, признавал, что централизация целостного организма становилась тем больше, чем выше он стоял на шкале, и что это справедливо и для индивидуального развития. Придатки суставчатых и позвоночных животных считались членами такого же количества отдельных организмов. Он зашел так далеко, что предположил, что пальцы мужской руки являются свободными конечностями такого же количества органов грудной клетки.

Концепция организма Дюже с тех пор часто возрождалась в более здоровой форме, например, Э. Перье, и она имеет определенную значимость. Она имеет большое сходство с аналогичными концепциями Гете и немецких трансценденталистов.

[130] *Память. Акад. наук.*, iv., стр. cclxxxiv.-ccci., 1824.

[131] *Ann. Sci. Nat.*, xi., xii., 1827; xvi., 1829; xxi., 1830.

[132] См. Rádl, *цит. по*, i., стр. 225-6.

[133] *Ann. Sci. nat.* (2), ii., стр. 248, 1834.

[134] *Ann. Sci. nat.*, iii., стр. 377-80, 1824.

[135] *Воспоминания о животных без вертелов*, Часть I., стр. 10, Париж, 1816.

[136] *Ann. Sci. Nat.*, (1), i., стр. 97-135, 416-432, 1824.

[137] *Изида*, стр. 456, 1820 (2).

[138] Кювье, *Память. Акад. наук.*, iv., стр. cclxx., 1824.

[139] *Акад. наук.* 18 октября 1831 г. Выдержка из *Ann. Sci. Nat.*, xxiv., стр. 254-60, 1831.

[140] Его взгляды были более полно развиты в его *Памятной записке о соответствии органики искусству животных*, Монпелье, 1832.

ГЛАВА VII

НЕМЕЦКИЕ ТРАНСЦЕНДЕНТАЛИСТЫ

Чтобы завершить наш исторический обзор морфологии начала 19 века, мы должны теперь немного вернуться назад и рассмотреть любопытное развитие морфологической мысли в Германии под влиянием *философии природы*. Мы уже видели, что многие из этих идей были предвосхищены Гете, который был в значительной степени близок к трансценденталистам, но полное развитие трансцендентальных привычек мышления произошло немного позже, чем основная часть научных работ Гете, и больше обязано Кильмейеру и Окену, чем самому Гете.

Большая волна трансцендентализма, по-видимому, захлестнула биологическую мысль в начале 19 века, возникнув в основном в Германии, но сильно повлияв, как мы видели, на мысли Жоффруа и его последователей. Многие идеи были общими для французской и немецкой школ трансцендентальной анатомии: фундаментальная концепция о существовании уникального плана строения, идея масштаба существ, представление о параллелизме между развитием личности и эволюцией расы. Трудно выделить роль, сыгранную каждой школой, и определить, какой из них следует приписать те или иные теории и открытия. Философия, по-видимому, пришла в основном из Германии, наука - из Франции. Следует иметь в виду, что немецкая сравнительная анатомия была в значительной степени производной от французской, что Парижский музей был признанным анатомическим центром и что Кювье был его признанным главой.

Вероятно, правильно будет сказать, что заслуга закона о параллелизме между стадиями индивидуального развития и ступенями шкалы существ, а также теории повторения или умножения частей внутри индивида принадлежит главным образом немецкой трансцендентальной школе. Позвоночная теория черепа является частным применением второго из этих обобщений.

Закон параллелизма [141], по-видимому, был впервые выражен Кильмейером (1793), [142] который придал ему физиологическую форму, заявив, что человеческий эмбрион сначала ведет

чисто растительную жизнь, затем становится похожим на низших животных, которые двигаются, но не имеют ощущений, и, наконец, достигает уровня животных, которые одновременно чувствуют и двигаются.

В следующий раз эту идею изложил Аутенрит в 1797 году. [143]

Окен (1779-1851) в своем раннем трактате "О духе" (1805) и в своем "Труде по натурфилософии" (1809-11) развил эту мысль и учил, что каждое животное в своем развитии проходит классы, стоящие непосредственно под ним. "В процессе своего развития животное проходит все стадии животного царства. Плод - это представление всех классов животных во времени". [144] Насекомое, например, сначала червь, затем Краб, затем совершенное летающее животное с конечностями, Муха (*там же.*, стр. 542).

Как Природа является "отображением индивидуальной деятельности духа", так и животный мир является отображением деятельности или органов человека. Следовательно, животный мир - это "расчленение высшего животного, *то есть* Человека" (стр. 494). Теперь "животные постепенно совершенствуются, полностью подобно единому животному организму, добавляя орган к органу" — путь эволюции есть путь развития. Следовательно, "животные - это всего лишь постоянные стадии развития или состояния Человека", который является микрокосмом и содержит в себе все животное царство.

Окен сам был внимательным исследователем эмбриологии; фон Бэр [145] говорит о своей работе (опубликованной в Oken and Kieser, *Руководство по зоологии, анатомии и физиологии*, 2 очка., 1806-7) как о поворотном моменте в нашем понимании эмбриологии. яйцеклетка млекопитающего. Соответственно, он действительно заметил сходство в некоторых деталях строения человеческого тела и низших животных; но особая форма, которую закон принял в его руках, была следствием его туманной философии. Он видел связь между тератологией и строением полости рта, поскольку утверждал, что "пороки развития - это всего лишь стойкие состояния полости рта" (стр. 492).

Идея сравнения эмбриона высших животных со взрослой особью низших была широко распространена в то время среди немецких зоологов. Мы находим, например, в блестящем маленьком учебнике Тидемана [146] утверждение, что "Каждое животное, прежде чем достичь своего полного развития, проходит стадию организации одного или нескольких классов ниже по шкале, или каждое животное начинает свои метаморфозы с простейшей организации" (стр. 57).

Таким образом, высшие животные начинают жизнь как своего рода жидкое животное желе, напоминающее субстанцию полипа; молодое млекопитающее, подобно низшим позвоночным, имеет лишь простое кровообращение и, подобно им, живет в воде (амниотической жидкости); лягушка сначала похожа на червя, затем у нее развиваются жабры и она становится похожей на рыбу (стр. 57). В своей работе по анатомии мозга, [147] Тидеманн установил гомологию долей зрительного нерва у птиц, сравнив их с четырехгранными полыми телами у человека (см. Serres, *Ann. Sci. nat.*, xii., стр. 112).

Й. Ф. Меккель в 1811 году посвятил длинное эссе подробному доказательству параллелизма между эмбриональными состояниями высших животных и постоянными состояниями низших животных. В предыдущих мемуарах из того же сборника [148] (i., 1, 1808) он провел несколько

сравнений такого рода, имея дело с развитием человеческого плода; в этих мемуарах (ii., 1, 1811) он объединяет все факты, которые, по-видимому, доказывают параллелизм.

Его коллекция фактов очень разнородна; он смешивает морфологические аналогии с физиологическими и проводит самые надуманные сравнения между органами, принадлежащими животным самых разнообразных групп. Он сравнивает, например, плаценту с жабрами рыб, моллюсков и червей, гомологизируя семядоли с отдельными пучками жабр у *Tetis*, *Сциллеи* и *арениколы* (стр. 26). Это чисто физиологическая аналогия. Он сравнивает закрытый задний проход раннего эмбриона человека с постоянным отсутствием заднего прохода у *Солентеры*, а отсутствие зубов у эмбриона - с отсутствием зубов у многих рептилий и рыб, у птиц и у многих китообразных (стр. 46). [149] Это всего лишь случайное сходство, не имеющее морфологического значения. Он рассматривает пузырных червей как животных, которые никогда не выходили из своего амниона, а *вольвокса* как не развившегося выше уровня яйцеклетки (стр. 7). Он придает большое значение сходству формы и относительного размера, сравнивая, например, большую многолопастную печень человеческого плода с многолопастной печенью низших позвоночных и беспозвоночных. В целом, в своих сравнениях он показывает, что ему не хватает морфологического понимания.

Его лечение сосудистой системы, возможно, является лучшим примером его метода (стр. 8-25). Простейшая форма сердца - это простой трубчатый орган у насекомых, и именно при такой форме сердце впервые появляется у развивающегося цыпленка. Изогнутая форма эмбрионального сердца напоминает сердце пауков; сначала оно лежит свободно, как у моллюска *Аномия*. Сердце сначала состоит только из одной камеры, напоминая однокамерное сердце ракообразных. Чуть позже развиваются три камеры: ушная раковина, желудочек и луковица аорты; на этой стадии наблюдается сходство с сердцем рыб и амфибий. К концу четвертого дня ушная раковина разделяется надвое, проводя параллель с сердцем взрослой особи многих рептилий.

В своем большом учебнике, вышедшем несколько позже, "*Система анатомии верглайхендена*" (i., 1821), он снова развивает эту идею и придает ей гораздо более широкий теоретический размах, намекая на то, что развитие индивида является повторением эволюционной истории расы. Меккель робко верил в эволюцию. Он считал вполне возможным, что большая часть разнообразия животных форм была обусловлена процессом эволюции, вызванным силами, присущими организму. "Преобразования, - пишет он, - которые определили наиболее заметные изменения в количестве и развитии инструментов организации, бесспорно, в гораздо большей степени являются следствием тенденции, присущей органической материи, которая незаметно ведет ее к более высоким уровням организации, проходя через ряд промежуточных состояний". [150]

Его последнее изложение закона параллелизма в этом же томе показывает, что он считал, что развитие индивида обусловлено теми же силами, которые управляют эволюцией. "Развитие индивидуального организма подчиняется тем же законам, что и развитие всего ряда животных; иными словами, высшее животное в своей постепенной эволюции, по существу, проходит через постоянные органические стадии, которые лежат ниже его; обстоятельство, которое позволяет нам предположить близкую аналогию между различиями, которые существуют между различными стадиями развития и между каждым из классов животных" (стр. 514).

Он, конечно, не смог полностью доказать свое утверждение о том, что низшие животные являются зародышами высших, и из следующего отрывка мы заключаем, что он мог поддерживать его только в несколько измененной форме. "Несомненно, - пишет он, - что если данный орган проявляет в зародыше высшего животного данную форму, идентичную той, которую проявляет на протяжении всей жизни животное, принадлежащее к низшему классу, то зародыш в отношении этой части его хозяйства принадлежит к рассматриваемому классу" (стр. 535). Эмбрион позвоночного на определенной стадии развития можно было бы назвать моллюском, если бы, например, у него было сердце моллюска.

Он допускает также, что самое высшее животное из всех не проходит в своем развитии весь животный ряд. Но эмбрион человека всегда и обязательно проходит множество животных стадий, по крайней мере, в том, что касается его отдельных органов и органовых систем, и этого, по мнению Меккеля, достаточно, чтобы оправдать закон параллелизма (стр. 535).

В своем превосходном обсуждении тератологии Меккель указывает, как идея параллелизма проливает свет на определенные аномалии, которые считаются нормальными у других (низших) форм (стр. 556). [\[151\]](#)

Мы можем сослаться на еще одно утверждение закона параллелизма, сделанное К. Г. Карусом в его книге *"Анатомия вергля"* (Лейпциг, 1834). Точка зрения, опять же, принадлежит *натурфилософии*. Карус считает, что общий закон природы состоит в том, что высшие образования включают в себя низшие; таким образом, животное включает в себя растение, поскольку оно обладает как "растительными", так и "животными" органами. Точно так же в силу рациональной необходимости развитие совершенного животного повторяет ряд предшествующих образований.

Как мы уже говорили, основная заслуга в формулировании закона параллелизма принадлежит немецкой трансцендентальной школе; но закон во многом обязан также Серресу, который вместе с Меккелем разработал его следствия. Для удобства и для того, чтобы отличить его от законов, позже изложенных фон Бэрром и Геккелем, его можно было бы назвать законом Меккеля-Серреса.

В "теорию повторения или умножения частей внутри организма" могут быть включены, во-первых, обобщения о последовательной гомологии частей и, во-вторых, более или менее запутанные попытки продемонстрировать, что вся организация повторяется в определенных частях. Признание серийных гомологий представляло собой настоящий прогресс в морфологии; "философская" идея повторения целого в частях привела ко многим абсурдам. Это привело Окена к утверждению, что в голове повторяется все туловище, что верхняя челюсть соответствует рукам, нижняя - ногам, что в каждой челюсти существуют те же костные подразделения, что и в конечностях, например, зубы соответствуют когтям (*цит. по*, стр. 408). Это привело его к тому, что он различал "двух животных" в каждом теле — головное и половое животное. У каждого из них есть свои собственные органы; таким образом, "у совершенного животного есть две кишечные системы, совершенно отличные друг от друга, два кишечника, которые принадлежат двум разным животным, половому и головному, или растению и животному" (стр. 382). Кишечник полового животного - это толстый кишечник; легкие полового животного - это почки, его голосовая щель - это мочеиспускательный канал, его рот - это задний проход. Точно так же рот - это желудок головы. С другой стороны, грудина - это вентральный

позвоночный столб. Конечности представляют собой соединенные ребра, цифры обозначают количество включенных ребер (*ср. supra*, стр. 88).,,

Дж. Ф. Меккель [152] обсуждает "гомологии" такого рода в столь характерной для него обстоятельной манере. По его словам, сравнимы друг с другом не только правая и левая половины тела, но также верхняя и нижняя, разделительная линия проводится на уровне диафрагмы. Поясничный комплекс соответствует черепу, задний проход - рту, мочеполовое отверстие - носовому отверстию; в целом, мочеполовая система соответствует дыхательной системе, почки - легким, мочеточники - бронхам, семенники и яичники - тимусу (он наблюдал физиологическую связь между развитием тимуса и состоянием половых органов), предстательная железа и матка - щитовидной железе, а пенис и клитор - языку. Передние конечности и пояс в деталях соответствуют задним конечностям и тазу — момент, уже проработанный Викком д'Азиром; спинная и брюшная половины тела также сопоставимы в некоторых отношениях, грудина, например, соответствует расположению своих костей, мышц и артерий позвоночному столбу. Скелет каждого члена в некоторых отношениях является повторением позвоночного столба.

Его брат Д. А. Меккель, [153] разработал тщательное сравнение между пищеварительным трактом и половыми органами, обосновывая правомерность сравнения ранними эмбриологическими отношениями и положением вещей у *Coelentera*, где половые и пищеварительные органы занимают одну и ту же полость. По его мнению, матка соответствовала желудку, влагалище - пищеводу, фаллопиевы трубы - кишечнику и так далее.

Позвоночная теория черепа берет свое начало из того же образа мыслей. Как часть более широкой идеи метамерного повторения частей, это имело определенную научную ценность, но теория зашла слишком далеко, а факты были искажены в угоду ей. Среди кольчатых животных теория повторяемости нашла широкое применение; Окен смог справедливо сравнить челюсти крабов и насекомых с другими их конечностями, как это позже сделал Савиньи более научным способом. Среди позвоночных применение теории серийного повторения не было столь очевидным, за исключением случая с позвоночными. Гете, по-видимому, был первым, кто пришел к идее, что череп состоит из ряда позвоночных, последовательно гомологичных черепам позвоночного столба. Он рассказывает нам, что эта идея пришла ему в голову, когда он рассматривал на еврейском кладбище в Венеции высушенный овечий череп. Открытие было сделано в 1790 году, но опубликовано только в 1820 году. [154]

Эта идея, по-видимому, была выдвинута Кильмейером, одним из первых "философов природы", но опубликована им не была.

В книге (*Cours d'Études médicales*), опубликованной в 1803 году, Бурден приравнял череп к позвоночному столбу.

Окен в своей первой диссертации (Программе), посвященной пониманию того, что такое *Schädelknochen*, [155], опубликованная в 1807 году, придала теории необходимое развитие. Аутенрит, также в 1807 году, [156] различение отдельных ганглиев в головном мозге было недалеко от гипотезы, что у каждого из этих ганглиев должен быть свой отдельный позвонок.

В 1808 году Дюмериль прочитал в Академии наук доклад, в котором он сравнил череп с гигантским позвонком, основав свою гипотезу на сходстве, существующем между гребнями и впадинами на задней части черепа и на задних поверхностях позвоночных.

После работ Окена теория позвоночника была в целом принята как немецкими, так и французскими анатомами. Спикс опубликовал в 1815 году большой труд о черепе, озаглавленный *Цефалогенез*, в котором выделил (как это сначала сделал Окен) три черепных позвоночных. Боджанус в своем *Anatome testudinis europæae* (1819) и в серии статей в *Isis* (1817-1819 и 1821) установил существование четвертого черепного позвонка, и это было принято Океном в более поздних изданиях его *Lehrbuch*. Меккель и Карус из немцев, де Бленвиль и Э. Жоффруа из французов внесли свой вклад в развитие этой теории. В Англии эту теорию отстаивал, в частности, Ричард Оуэн.

Одно дело - утверждать в момент вдохновения, что череп состоит из модифицированных позвоночных; и совсем другое - демонстрировать связь отдельных костей черепа с предполагаемыми позвоночными. По этому поводу царил большая неопределенность; не было даже единодушия относительно количества позвоночных, которые следует различать. Гете обнаружил в черепе шесть позвонков; Спикс и, поначалу, Окен - только трех, Жоффруа - семь; общепринятым ортодоксальным числом, по-видимому, было четыре (Боджанус, Окен, Оуэн).

В качестве примера принятого метода лечения мы можем привести зрелый отчет Окена о строении черепных позвонков, приведенный в английском переводе его *Lehrbuch*. "К совершенному позвонку, - говорит он, - относятся по меньшей мере пять частей, а именно: тело, спереди два ребра, сзади две дуги или остистые отростки" (стр. 370). У шейных позвонков поперечные отростки представляют собой ребра. Череп состоит из четырех позвонков: затылочного, теменного, лобного и носового, или, названных в честь чувства, с которым связан каждый из них, слухового, языкового, глазного и обонятельного. "Телами" этих позвоночных являются тело затылочной кости (*basioccipital*), два тела клиновидной кости (*basil-* и *преклиновидная*) и сошник. Поперечными отростками каждого из них являются мыщелки затылочных костей (*exoccipitals*), края двух клиновидных отростков (*alisphenoids* и *orbitosphenoids*) и боковые поверхности сошника. Дуги или остистые отростки - это затылочный гребень, теменные, лобные и носовые кости.

Таким образом, череп состоит из четырех костных колец, каждое из которых состоит из типичных элементов позвонка.

Произвольный характер сравнения достаточно очевиден. Как указал Кювье в посмертном издании своих *Лекций*, только затылочный сегмент демонстрирует какую-либо реальную аналогию с позвонком - аналогию, которую Кювье приписал сходству функций. Он признал слабое сходство теменного сегмента с позвонком: "Тело клиновидной кости действительно выглядит как повторение базиокипитального, но, выполняя иную функцию, оно принимает другую форму, особенно сверху, из-за своих задних клиновидных апофизов". [157] Он отрицал сходство лобных и носовых "позвонков" с настоящими позвоночными, указывая, что как теменные, так и лобные кости являются костями, специально разработанными для покрытия и защиты головного мозга.

Очень любопытное развитие теории позвонков было дано К. Г. Карусом, который, по-видимому, взял за основу высказывание Окена о том, что весь скелет - это всего лишь повторяющийся позвонок. [158] Его система заслуживает некоторого рассмотрения, поскольку он пытается определить геометрию скелета. [159]

Его метод дедукции - хороший пример чистой *натурфилософии*. Жизнь, говорит он, - это развитие чего-то определенного из чего-то неопределенного. Конечная неопределимая вещь, то есть жидкость, должна иметь сферическую форму, если она хочет существовать как личность. Следовательно, сфера является прототипом каждого органического тела. Развитие происходит путем антагонизма, полярности, обычно путем разделения и умножения сферы. В ходе развития сфера может изменяться путем расширения в яйцевидное тело или путем сжатия в кристаллическую форму, причем изменения, вызванные расширением, типичны для живых существ, а изменения, вызванные сжатием, типичны для мертвых. На поверхности примитивной жизненной сферы развит защитный *дерматоскелет*, который естественным образом принимает форму полой сферы; вокруг пищеварительной полости, которая образуется в живой сфере, развит *спланхноскелет*; вокруг нервной системы (которая является, так сказать, животным внутри животного) развит *нейрокелет*. Все скелетные образования принадлежат к той или иной из этих систем.

Карус определяет свою цель как открытие внутреннего закона, который управляет формированием скелета во всем животном царстве; он желает знать, "как осуществляется то-то и то-то формирование в силу вечных законов разума" (iii., стр. 93). Здесь мы касаемся *сути натурфилософии* — поиска рациональных законов, действующих в Природе; недовольства чисто эмпирическими законами.

Тезис, которого придерживается Карус, состоит в том, что все формы скелета, будь то дерматоскелет, спланхноскелет или нейроскелет, могут быть выведены из полой сферы, которая является первичной формой любого скелета вообще (стр. 95). Эмпирически это означает, что каждый скелет может быть схематически представлен рядом полых сфер, соответствующим образом измененных по форме и соответствующим образом расположенных. Главная модификация формы, проявляемая костями, является промежуточной между органическим и кристаллическим рядом модификаций сферы. Органические модификации ограничены изогнутыми линиями, кристаллические - прямыми; промежуточные - частично изогнутыми, частично прямыми линиями. Это дикон (форма диаволо) и цилиндр. Эти формы обязательно должны иметь значение для скелета, который занимает промежуточное положение между органическим и неорганическим. "Дикон воплощает реальное значение кости", - пишет Карус. Каждый выступ и цилиндр, составляющие скелет, Карус называет позвонком.

Тогда мы можем ожидать, что все скелеты будут состоять из сфер, цилиндров и двуконусов в различных расположениях. Поскольку природа бесконечна, все возможные типы расположения этих элементов должны существовать в пробе или скелете какого-либо животного, живого, ископаемого или будущего (стр. 127). Легко представить, какими должны быть основные типы скелета. У некоторых животных, *например*, морских ежей, скелет представляет собой простую сферу; у других, *например*, морских звезд, вторичные ряды сфер расходятся от центральной сферы или кольца; у кольцеобразных животных скелет состоит из ряда частично сросшихся сфер.

У позвоночных это устройство более сложное. Сначала образуются протовертебральные кольца дерматоскелета, в основном это ребра, пояса конечностей и челюсти. Вокруг центральной нервной системы развиты межпозвоночные кольца нервного скелета (позвоночных в обычном смысле этого слова). Апофизы и тела позвоночных, а также кости их членов [160] состоят из столбиков *tritovertebræ*, или позвоночных третьего порядка. Таким образом, весь скелет

позвоночных представляет собой особое расположение позвоночных, которые, в свою очередь, являются модификациями первичной полый сферы.

Немецкие трансценденталисты были более или менее современниками Э. Жоффруа и, без сомнения, оказали на него влияние, особенно в последние годы его жизни, как, безусловно, и на его последователя Серра. Окен действительно написал в примечании [161], приложенном к статье Жоффруа о позвоночном столбе насекомых, что "мистер Жоффруа [*так в оригинале*], без сомнения, первым во Франции ввел *натурфилософию* в сравнительную анатомию, то есть ту философию, одной из доктрин которой является поиск *значение* органов в масштабе организованных существ". Это, однако, преувеличение, поскольку Жоффруа был прежде всего морфологом, тогда как морфология немецких трансценденталистов была лишь побочным вопросом их *натурфилософии*.

Жоффруа, со своей стороны, оказывал некоторое влияние на трансценденталистов. Он утверждает [162] действительно, что Спикс почерпнул некоторые идеи, опубликованные в "*Цефалогенезе*" (1815), из прослушанного им курса лекций в 1809 году. Несомненно, Спикс опубликовал до Жоффруа точку зрения о том, что оперкулярные кости гомологичны ушным косточкам, приняв, однако, иную гомологию для отдельных костей. [163]

Некоторые предположения, по-видимому, были общими для обеих школ — например, закон Меккеля-Серреса, позвоночная теория черепа и признание серийной гомологии в придатках членистоногих (Савиньи, Окен). Латрейль и Дюжес, а также Серр ясно демонстрируют в своих теоретических взглядах влияние Окена и других трансценденталистов. Принцип связей Жоффруа и закон компенсации были признаны, по крайней мере, некоторыми немцами.

Но какими бы ни были его реальные исторические отношения с немецкой школой, Жоффруа значительно превосходил их в вопросах чистой морфологии. Он один донес до ясного сознания принципы, на которых могла быть основана чистая морфология: сначала немцы были трансцендентальными философами, а затем морфологами.

Из этого становится понятным, как Й. Ф. Меккель, который в некотором смысле был ведущим сравнительным анатомом в Германии того времени, мог быть одновременно трансценденталистом и противником Жоффруа. Меккель обладал удивительно эклектичным складом ума. Ученик Кювье, изучивший в 1804-6 годах богатые коллекции Музея в Париже, переводчик книги Кювье "*Сравнительные анатомические исследования*", он заслужил себе титул "немецкого Кювье", отчасти благодаря публикации своего всеобъемлющего учебника (*System der vergl. Anatomie*, 5 т.), частично благодаря его обширной и многосторонней исследовательской работе, частично благодаря его авторитетному преподаванию. Его *система* почти на каждой странице своей теоретической части демонстрирует влияние Кювье; и именно благодаря усвоению учения Кювье о важности функции Меккель борется с законом связей Жоффруа, по крайней мере в его строгой форме. Он утверждает, что соединения костей и мышц должны изменяться в соответствии с функциональными требованиями. Он отвергает теорию Жоффруа о природе суставов у позвоночных. Как правило, на протяжении всей его работы функциональная точка зрения выходит на первый план.

Однако в глубине души Меккель был трансценденталистом немецкой школы. Его причуды по поводу "гомологов" не оставляют в этом сомнений, и, вопреки Кювье, он верил, хотя и не очень твердо, в существование одного-единственного типа структуры.

Куверианец по образованию, но отсутствие морфологического чутья привело его в ряды трансценденталистов, к которым, возможно, он принадлежал по природе.

[141] Полный отчет см. В Kohlbrugge, *Zool. Annalen*, xxxviii., 1911.

[142] *Rede über das Verhältnis der organischen Kräfte*, Stuttgart u. Tübingen, 1793 (1814). См. Rádl, *loc. cit.*, i, стр. 261; ii, стр. 57.

[143] *Дополнение. ad historiam embryonis*, Tübingen, 1797.

[144] *Lehrbuch der Naturphilosophie*, англ. пер., стр. 491, 1847.

[145] *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere*, i., p. xvii., 1828.

[146] *Зоология*, Ландсхут, i в., 1808.

[147] *Анатомия и . Bildungsgeschichte des Gehirns im Fötus des Menschen*, Nürnberg, 1816.

[148] *Beyträge zur vergleichende Anatomie*, Leipzig, i., 1808-9, ii., 1811-2.

[149] Китообразные в то время обычно считались млекопитающими низкой организации.

[150] Из французского перевода, который появился под названием *Traité gén. d'Anat. comparée*, i., p. 449, 1828.

[151] Ср. Жоффруа (*выше*, стр. 70).

[152] *Бейтреге*, ii., 2, 1812. Также в своей *системе д. вергль. Anat.*, i., 1821.

[153] В книге Дж. Ф. Меккеля "Бейтреге", ii., "....", "....."

[154] О *морфологии*, i., 2, стр. 250, 1820; и ii., 2, стр. 122-4, 1824.

[155] Смотрите перевод, излагающий суть этой статьи, в "*Лекциях Хаксли по элементам сравнительной анатомии*", стр. 282-6, Лондон, 1864.

[156] *Архив Рейла. f. Physiol.*, vii., 1807.

[157] *Сравнительный анализ*, 3-е изд., брюссельское переиздание, i., стр. 414, 1836.

[158] В его программе, *U. d. Bedeut. d. Schädelknochen*, 1807.

[159] *Сравнительный анализ* (французский перевод), том iii., Париж, 1835. First developed in his volume *Von den Ur-Theilen des Knochen und Schalen-Gerustes*, Leipzig, 1828.

[160] Дютроше в 1821 году пытался доказать, что кости членов семьи принадлежат к типу позвонка—двуглавному.

[161] *Isis*, стр. 552-9, 1820 (2).

[162] *Примечание. Исторический музей.*, ix., 1822.

[163] Кювье и Валансьен, *История. нац. Пуассон*, i., стр. 311, f.n.

ГЛАВА VIII

ТРАНСЦЕНДЕНТАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ В АНГЛИИ —РИЧАРД ОУЭН

Ричард Оуэн - эпигон трансцендентальной морфологии; у него ее руководящие идеи находят четкое выражение, и в его трудах нет полуправды, пытающейся быть высказанной.

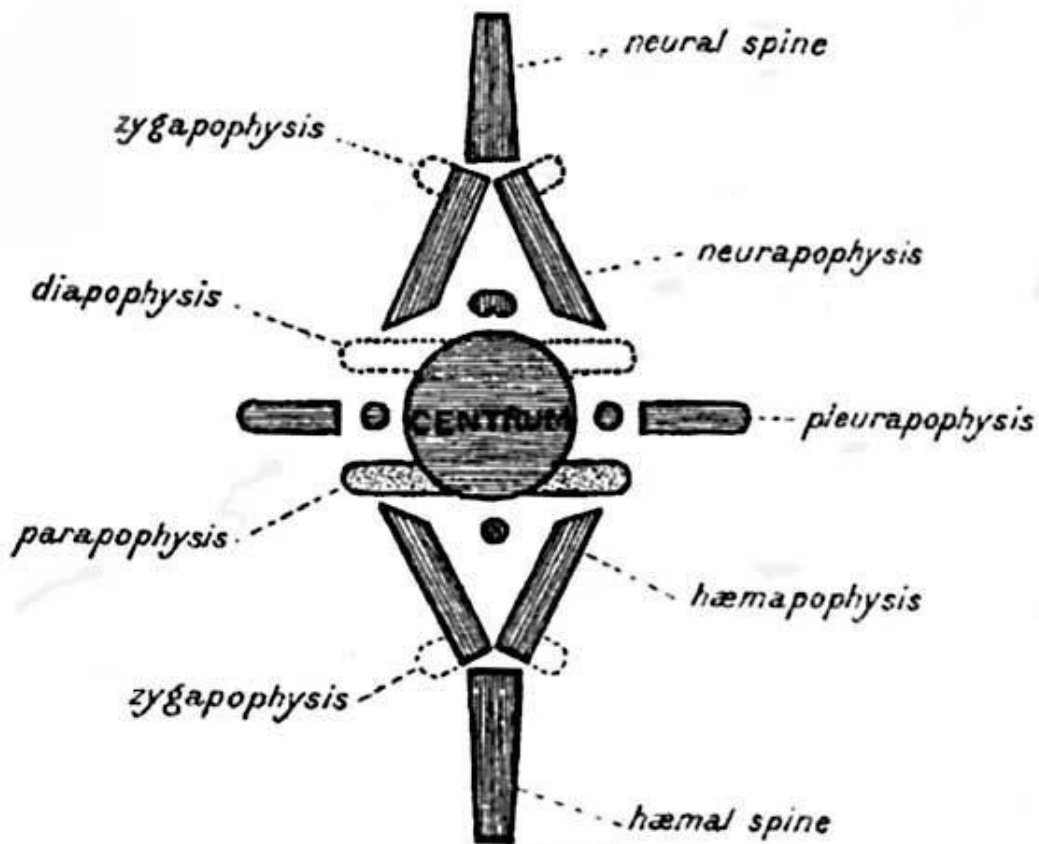


Рис. 4. Идеальный типичный позвонок. (По Оуэну.)

Но он был, хотя и убежденным трансценденталистом, эклектиком старых идей, распространенных в его время; ибо он выбрал то, что было лучшим в старых системах — телеологию Кювье, принцип связей Жоффруа, идею Окена о последовательном повторении частей. В частности, он усвоил учение Кювье, великого противника трансценденталистов, и частично примирил его со своим собственным трансцендентализмом. Его основные теоретические взгляды изложены в его книге "Об архетипе и гомологиях скелета позвоночных" (Лондон, 1848). Основная идея книги заключается в том, что скелет позвоночных состоит из ряда сопоставимых сегментов, каждый из которых Оуэн называет позвонком.

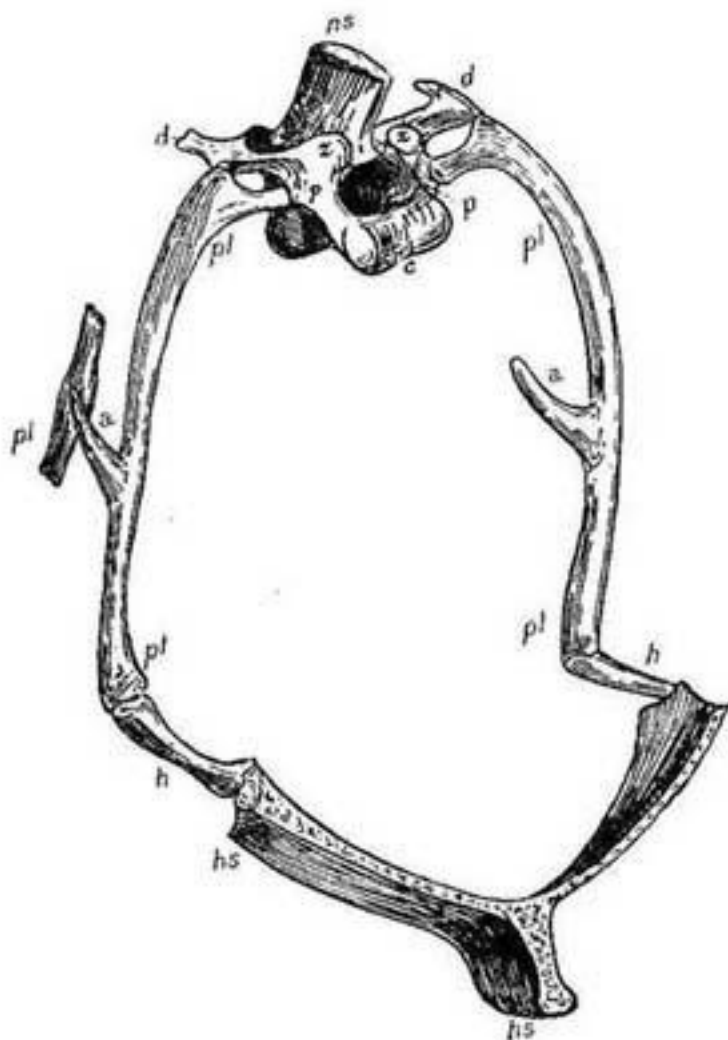


Рис. 5. Естественный типичный позвонок; Грудная клетка птицы. (По Оуэну.)

Его определение позвонка таково: "один из тех сегментов эндоскелета, которые составляют ось тела и защищают каналы нервных и сосудистых стволов" (стр. 81). Части типичного позвонка показаны на [рис. 4](#), который скопирован с рис. 14 Оуэна.

На рис. 5 (стр. 103) показан настоящий позвонок, каким его представляет Оуэн, причем "позвонки" принадлежат птице.

Сегмент грудины входит в состав "грудной ости" позвонка (*hs*); позвоночное ребро - это "плеврапофиз" (*pl*); грудинное ребро - это "гематофиз" (*h*); беззубчатый отросток позвоночного ребра известен как "расходящийся придаток" (*a*). Весь скелет позвоночных состоит из ряда позвонков, на которых видны эти типичные части. Таким образом, мы приходим к концепции "Архетипа" скелета позвоночных, такого, какой представлен на [рис. 6](#).

Архетип - это всего лишь схема того, что обычно является постоянным в скелете позвоночных, и как количество, так и расположение костей у любого реального позвоночного подвержены изменениям. "Было убедительно доказано, - пишет Оуэн ближе к концу своей книги, - что идея естественного сегмента (позвонка) эндоскелета не обязательно предполагает наличие

определенного количества частей или даже определенного и неизменного их расположения. Великой целью моего нынешнего труда было сделать вывод ... относительная ценность и постоянство различных элементов позвоночника, а также проследить вид и степень их вариаций в пределах простого и очевидного сохранения типичного характера" (стр. 146).

Само собой разумеется, что Оуэн считал, что череп образован позвоночными — позвоночная теория черепа в его системе была выводом из позвоночной теории скелета. Он распознал четыре черепных позвонка; их расположение и отношение составляющих их костей к частям типичного позвонка показаны в таблице, приведенной на странице 106. Что касается первых трех элементов, то эти позвоночные практически идентичны позвоночным, выделенным в классической позвоночной теории черепа, изложенной Океном. Расхождение возникает при определении других элементов позвоночного. Верхняя и нижняя челюсти связаны с носовыми и лобными позвонками соответственно, однако не как конечности головы, а как составные элементы этих позвонков. Точно так же подъязычный аппарат является неотъемлемой частью теменного позвонка, а грудной пояс и передние конечности - частью затылочного позвонка.

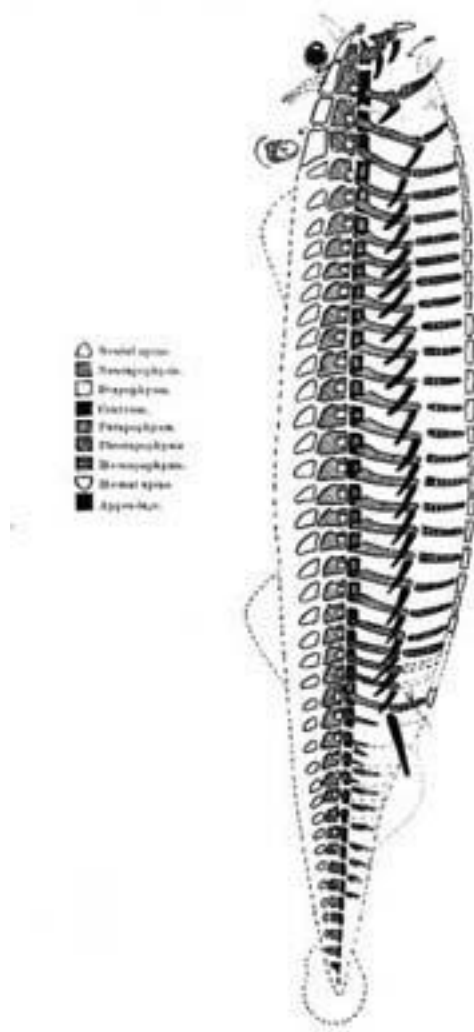


Рис. 6. Архетип скелета позвоночных. (По Оуэну.)

Черепно-позвоночные. [164] (По Оуэну, 1848, стр. 165.)

Позвоночный.	Затылочный.	Теменной.	Лобный.	Носовой.
Центральная.	Базиокципитальная.	Базисфеноидная.	Пресфеноид.	Сошник.
Нейропопбицы.	Экзокципитальный.	Алисфеноидный.	Орбитосфеноидный.	Префронтальный.
Нервные колючки.	Надзатылочный.	Теменной.	Лобный.	Носовой.
Параподростки.	Окципитальный.	Сосцевидный отросток.	Постфронтальный.	Отсутствует.
Плеврапофизы.	Лопаточный.	Шилогиальный.	Барабанный.	Небный.
Гематофизы.	Клювовидный.	Кератогиальный.	Суставной.	Верхнечелюстные.
Гемальные отростки.	Промежность.	Базихьял.	Зубной.	Предчелюстной.
Расходящийся придаток.	Передняя конечность или плавник.	Жабро-стегалы.	Крышечная кость.	Крыловидная кость и скулома.

Причины, по которым Оуэн рассматривал грудной пояс и переднюю часть затылочного позвонка, заключаются в следующем. У рыб грудной пояс прикреплен к черепу с помощью заднеприводной кости (надлопаточной кости, согласно Оуэну), которая упирается в затылочную дугу. *Улепидосирена*, скелет которого во многом напоминает архетип, грудной пояс также прикреплен к затылочному сегменту.

У большинства других позвоночных грудной пояс сместился назад вдоль позвоночного столба в результате "метастазирования" (Жоффруа), аналогичного тому, в результате которого брюшные плавники у многих рыб сместились вверх, вплотную к грудному поясу. Лопатка (с надлопаточной частью) - это плеврафиз, клювовидный - гематофиз затылочного позвонка. Ключица гомологична тонкой кости у рыб, известной сейчас как постключица, которая показывает связь с первым или атлантическим позвонком позвоночного столба, образуя, по словам Оуэна, гематофиз атланта. Оуэн не считает возражением тот факт, что у других позвоночных ключица находится впереди клювовидной кости — "ее положение перед клювовидной костью у позвоночных, дышащих воздухом, не является веским аргументом против определения, поскольку у них мы показали, что истинная дуга лопатки смещена назад" (*О природе конечностей*, стр. 63, Лондон, 1849). В тазовом поясе подвздошная кость соответствует лопатке, седалищная кость - клювовидной кости, лобковая кость - ключице. Следовательно, подвздошная кость - это плеврапофиз, седалищная кость и лобковая кость - это гематофизы. Передняя конечность - это развитый "придаток" затылочного позвонка, задняя конечность - развитый "придаток" тазового позвонка. Они серийно гомологичны, например, беззубым отросткам ребер у птиц (см. рис. 5 и 6). Передняя конечность представляет собой простую нить

улепидозирена и представляет собой несколько суставов у *Протея* и *амфиумы*; у других дышащих воздухом позвоночных она демонстрирует более полное развитие, плечевая кость, лучевая и локтевая кости, а также кости запястья и кисти становятся дифференцированными.

Поскольку передняя конечность эквивалентна единственной кости архетипа, считается, что в своем развитом состоянии она "телеологически составна" (стр. 103).

Поскольку в архетипе каждый позвонок имеет свой придаток, могло быть развито более двух пар опорно-двигательных конечностей. "Любой данный придаток мог быть источником таких разработок, которые превращают придаток тазовой дуги в опорно-двигательную конечность; и истинное понимание общей гомологии конечностей приводит нас к распознаванию многих потенциальных пар в типичном эндоскелете. Возможные и мыслимые модификации архетипа позвоночных далеко не исчерпаны в формах, которые были признаны до сих пор, от первобытных рыб палеозойского океана этой планеты до настоящего времени" (стр. 102). Быть четвероногим не является сущностью позвоночного типа.

При определении гомологий Оуэн оставался верен принципу связей Жоффруа. Говоря о предпринятой попытке определить гомологии по способу развития, он пишет: "Несомненно, существует близкое общее сходство в способе развития гомологичных частей; но оно подвержено модификации, как и формы, пропорции, функции и само содержание таких частей, при этом их существенные гомологические отношения не стираются. Эти отношения в основном, если не полностью, определяются относительным положением и связью частей и могут существовать независимо от формы, пропорций, содержания, функции и сходства развития. Но связи необходимо искать на каждом этапе развития, и изменения относительного положения, если таковые имеются, во время роста должны сравниваться со связями, которые данная часть представляет в классах, где вегетативное повторение является наибольшим, а адаптивная модификация наименьшей" (стр. 6). Интересно отметить, что, по мнению Оуэна, сравнительная анатомия объясняет эмбриологию. Таким образом, лопатка, которая является плеврапофизом затылочного позвонка, при своем первом появлении у эмбриона четвероногих вертикальна и располагается близко к голове (*О природе конечностей*, стр. 49) — эмбрион демонстрирует большее сходство с архетипом, чем взрослая особь. "Мы ощущаем возврат к нему, так сказать, на ранних фазах развития наиболее высокоорганизованного из реально существующих видов, или, скорее, мы должны сказать, что развитие начинается со старой точки; и, таким образом, в отношении лопатки мы можем объяснить постоянство ее первого появления вблизи головы, будь то у эмбриона человека или у лебедя, а также ее вертикальное положение относительно оси позвоночного столба, ее общей гомологией ребру или "плеврапофизу" затылочного позвонка" (*Конечности*, стр. 56).

Оуэну мы обязаны первым четким различием между "гомологичными" и "аналогичными" органами; именно он первым предложил термины "гомолог" и "аналог", которые он определил следующим образом: — "*Аналог*. Часть или орган у одного животного, который выполняет ту же функцию, что и другая часть или орган у другого животного". "*Гомолог*. Один и тот же орган у разных животных при всем разнообразии форм и функций". [165]

Он ввел также полезные различия между специальной, общей и Серийной гомологией. "Отношения гомологии, - пишет он, - бывают трех видов: первое - это то, что определено выше, а именно соответствие части или органа, определяемое их относительным положением и связями, с частью или органом другого животного; определение гомологии указывает на то, что

такие животные построены по общему типу; когда, например, показано соответствие основного отростка затылочной кости человека с отдельной костью, называемой "бази-затылочной", у рыбы или крокодила, определяется *особая гомология* этого отростка. Более высокое отношение гомологии - это такое, при котором часть или серия частей относится к фундаментальному или общему типу, и его формулирование включает в себя и подразумевает знание типа, по которому сконструирована естественная группа животных, позвоночные, например. Таким образом, когда основным отросток затылочной кости человека определяется как "центр" или "тело" последнего черепного позвонка, формулируется его *общая гомология*.

"Если признать, что общий тип эндоскелета позвоночных справедливо представлен идеей ряда по существу сходных сегментов, следующих друг за другом в продольном направлении от одного конца тела к другому, причем такие сегменты по большей части состоят из частей, сходных по количеству и расположению, и хотя иногда чрезвычайно модифицированных для выполнения специальных функций, но никогда настолько, чтобы полностью скрыть свой типичный характер, — тогда любая данная часть одного сегмента может повторяться в остальной части ряда, точно так же, как одна кость может воспроизводиться в скелетах разных видов, и такого рода повторение или репрезентативное соотношение в скелете разных видов может быть характерным для скелета других видов". сегменты одного и того же скелета я называю "последовательной гомологией" (стр. 7). В качестве примера последовательной гомологии мы могли бы взять центральную часть позвоночного животного — сошник, пресфеноид, базисфеноид, базиокципитальный и ряд центральных частей позвоночного столба. Такие последовательно повторяющиеся части называются *гомотипами* (стр. 8).

Не все кости скелета позвоночных включены в архетип в качестве составляющих позвоночных. Таким образом, жаберные и глоточные дуги считаются частью спланхноскелета и относятся к той же категории, что сердечная кость некоторых жвачных животных и косточки желудка омара (стр. 70). Ушные косточки у млекопитающих являются "специфическим образованием млекопитающих в связи с возвышенными функциями особого органа чувств" (стр. 140, далее по тексту). Это признание возможности развития новых органов для выполнения новых функций безошибочно свидетельствует о влиянии Кювье. Оуэн действительно хорошо осознавал важность функционального аспекта живых существ и часто придерживался телеологической точки зрения. Однако, как истинный морфолог, он считал, что принципа адаптации недостаточно для объяснения существования особых гомологий. Окостенение костей черепа из отдельных центров может быть целенаправленным у Eutheria, поскольку оно предотвращает повреждение черепа при рождении; но как объяснить с точки зрения телеологических принципов аналогичное окостенение из отдельных центров у сумчатых, птиц и рептилий? Как объяснить, прежде всего, тот факт, что центры одинаковы по количеству и относительному положению во всех этих группах? Несомненно, мы должны принять идею архетипа, "на основе которого божественному Архитектору было угодно создать некоторые из своих разнообразных живых произведений" (стр. 73).

В своем исследовании центров окостенения Оуэн значительно продвинулся в теории по сравнению со своими предшественниками. Мы видели, что Жоффруа признавал важность изучения окостенения скелета и что Кювье принимал такие эмбриологические данные как помощь в определении гомологии. Оуэн указал, что необходимо различать центры окостенения, которые имеют телеологическое значение, и такие, которые чисто указывают на гомологические отношения. Многие кости, одиночные у взрослого человека, возникают из

отдельных центров окостенения, но мы должны различать "те центры окостенения, которые имеют гомологические отношения, и те, которые имеют только телеологические отношения; т.е., между отдельными точками окостенения человеческой кости, которые типизируют элементы позвонков, часто постоянно отличающиеся друг от друга у низших животных; и отдельные точки, которые, не имея такого значения, способствуют прогрессу остеогенеза и имеют своей очевидной конечной причиной благополучие растущего животного" (стр. 105). Существует, например, телеологическая причина, по которой у млекопитающих и прыгающих амфибий (*например, улягушек*) длинные кости должны окостенеть сначала на концах, поскольку таким образом мозг защищен от сотрясения; у пресмыкающихся, которые ползают, опасность сотрясения меньше, и длинные кости окостеневают посередине (стр. 105). Но нет никакой телеологической причины, по которой клювовидный отросток лопатки должен у всех млекопитающих развиваться из отдельного центра. Клювовидный отросток, однако, является настоящим элементом позвоночника (гематофизом), а у однопроходных животных, птиц и рептилий он представляет собой у взрослой особи крупную и отдельную кость. Следовательно, ее окостенение из отдельного центра у млекопитающих имеет гомологическое значение. Лопатка у млекопитающих является примером того, что Оуэн называет "гомологически сложной" костью. Все те кости, которые образованы слиянием частей, соответствующих отдельным элементам типичного позвонка, являются "гомологически составными" (стр. 105). С другой стороны, "Все те кости, которые представляют собой отдельные позвоночные элементы, являются "телеологически составными", когда развиваются из более чем одного центра, независимо от того, сливаются ли такие центры впоследствии, или остаются отдельными, или даже становятся предметом индивидуальных адаптивных модификаций, с особыми суставами, мышцами и т.д., для определенных функций" (стр. 106). Скелет конечности, соответствующий единственной кости архетипа, является типичным примером телеологически сложной кости. Оуэн в своем определении телеологической сложности объединил два вида адаптации — (1) временную адаптацию костей к требованиям развития, рождения и роста (*например, развитие длинных костей из отдельных центров*); (2) окончательная адаптация части скелета к функциям, которые она должна выполнять (*например, телеологическая структура конечностей*). Такая адаптация, так сказать, прививается к архетипу.

Общие взгляды Оуэна на природу живых существ заслуживают некоторого внимания. Органические формы, согласно Оуэну, являются результатом антагонистического действия двух принципов, из которых один приводит к растительному повторению структуры, в то время как другой, телеологический принцип, формирует живое существо в соответствии с его функциями. Первый принцип проиллюстрирован архетипом скелета позвоночных, сегментацией суставов, почти математической симметрией иглокожих и фактически кристаллическими спикулами губок. Это тот же самый принцип, который вызывает повторение форм кристаллов в неорганическом мире. "Повторение сходных сегментов в позвоночном столбе и сходных элементов в позвоночном сегменте аналогично повторению сходных кристаллов в результате поляризующей силы при росте неорганического тела" (стр. 171). Именно эта "общая поляризующая сила" в основном создает сходство форм, повторение частей и вообще признаки единства организации. Адаптивная, или "особая организующая сила", или $\delta\epsilon\alpha$, с другой стороны, производит разнообразие органических существ. В каждом виде действуют эти две силы, и степень, в которой общая поляризующая или "сила вегетативного повторения" подавляется телеологической, является показателем уровня развития вида.

Эта точка зрения аналогична концепции Жоффруа о том, что разнообразие форм ограничено единством плана. Таким образом, Оуэн противопоставляет себя Жоффруа Кювье, который считал, что разнообразие форм ограничено только принципом приспособления частей.

[164] Оуэн представил большинство современных названий костей.

[165] *Лекции о беспозвоночных животных*, стр. 374, 379, 1843.

ГЛАВА IX

KARL ERNST VON BAER

Фон Бэр был признан основателем эмбриологии даже своими современниками. Его предшественники, Аристотель, [166] Фабрициус, [167] Харви, [168] Мальпиги, [169] Халлер, [170] Вольф, [171] начало было положено с изучения развития; фон Бэр, благодаря тщательности своих наблюдений и силе своего анализа, сделал эмбриологию наукой.

Именно одному из немецких трансценденталистов фон Бэр был обязан импульсом к изучению развития. Игнатиус Деллингер, профессор из Вюрцбурга, побудил троих своих учеников - Пандера, д'Альтона и фон Бэра - посвятить себя эмбриологическим исследованиям. Развитие животных в то время было малоизвестно, несмотря на недавние работы Меккеля (1815 и 1817), Тидемана (*Anatomie u. Bildungsgeschichte des Gehirns*, 1816), Окена (лок. цит. выше, стр. 90) и некоторых других.

Пандер, с которым, по-видимому, сотрудничали Деллингер и д'Альтон, был первым, кто опубликовал свои результаты; [172] фон Бэр, который из-за отсутствия в Вюрцбурге на некоторое время прекратил свои эмбриологические исследования, начал работать в 1819 году, после публикации трактата Пандера, и выпустил в 1828 году первый том своей основной работы, *Что такое всеобщее обозрение* ". *Beobachtung und Reflexion* (Königsberg, 1828). Второй том вышел в 1837 году, но на самом деле датируется 1834 годом и был опубликован в неполном виде. Этот второй том предназначен как введение в эмбриологию для использования врачами и студентами естественных наук. В нем фон Бер во всех подробностях описывает развитие многих типов позвоночных — цыплят, черепах, змей, ящериц, лягушек, рыб, нескольких млекопитающих и человека, основывая свои замечания в основном на своих личных наблюдениях, но принимая во внимание также все современные работы. Отдельный отчет о развитии рыбы (*Cyprinus blicca*) появился в 1835 году. [173]

Мы сосредоточим внимание на первом томе. Этот том содержит первый полный и адекватный отчет о развитии цыпленка, за которым следует мастерское обсуждение законов развития в целом.

Если учесть, что фон Бер работал в основном с простым микроскопом и анатомическими иглами, то детальность и точность его наблюдений поражают. Он описал основные факты, касающиеся развития всех основных органов, и если из-за отсутствия надлежащих средств наблюдения он допустил ошибку в деталях, он восполнил это своим мастерским пониманием и глубоким анализом сущностной природы развития. Его отчет о развитии цыпленка является

образцом того, какими должны быть научные мемуары; серия "Схолий", которые следуют далее, содержат выводы, сделанные им на основе полученных данных, и, поскольку они являются прямыми обобщениями из опыта, они действительны на все времена.

Первая статья направлена против теории предварительного формирования, и ей удается опровергнуть ее на основании простого наблюдения. Тема второй статьи заключается в том, что сущностная природа (*Wesenheit*) животного определяет его дифференциацию, что ни одна стадия развития не определяется исключительно предшествующей стадией, но что на всех стадиях руководит *Wesenheit* или идея окончательного целого. Это руководство наиболее четко проявляется в процессах регуляции зародыша, посредством которых большие индивидуальные вариации, обычно проявляющиеся у раннего эмбриона, компенсируются или нейтрализуются в ходе дальнейшего развития. Бэр в этом проявляет себя виталистом.

Однако именно третья и последующие Схолии должны здесь особенно привлечь наше внимание, поскольку именно в них фон Бэр вплотную подходит к морфологическим проблемам. Уже во второй книге он определенно сформулировал закон, который является темой всей книги, как наблюдательной, так и теоретической части, закон о том, что развитие - это, по сути, процесс дифференциации, посредством которого зародыш становится все более и более индивидуализированным. "Существенным результатом развития, - пишет он, - когда мы рассматриваем его в целом, является возрастающая независимость (*Selbständigkeit*) развивающегося животного" (стр. 148). В третьей книге он развивает эту мысль и показывает, что дифференциация происходит тройне. Тремя процессами дифференциации являются "первичная дифференцировка", или послойное образование, "гистологическая дифференцировка" внутри слоев и "морфологическая дифференцировка" примитивных органов.

Первым из этих изменений во времени является формирование зародышевых листков, которое происходит путем расщепления или деления бластодермы на ряд наложенных друг на друга пластинок. Бэр описывает этот процесс у цыпленка следующим образом:—

"Прежде всего, зародыш распадается на разнородные слои, которые по мере дальнейшего развития приобретают все большую индивидуальность, но уже при первом появлении обнаруживают зачатки структур, которые будут характеризовать их позже. Таким образом, в зародыше птицы, как только он приобретает консистенцию в начале инкубации, мы можем различить верхнюю гладкую сплошную поверхность и нижнюю, более зернистую поверхность. Затем бластодерма разделяется на два отдельных слоя, из которых нижний развивается в пластические части тела эмбриона, верхний - в части животного; нижний ясно показывает дальнейшее деление на два тесно связанных вспомогательных слоя — слизистый слой и слой сосудов; первоначальный верхний слой также показывает деление на два, которые образуют соответственно кожу и части, которые я назвал настоящими вентральной и дорсальной пластинками — части, которые содержат в недифференцированном состоянии скелетную и мышечную системы, соединительные ткани и нервы, принадлежащие к ним. Чтобы иметь удобный термин для использования в будущем, я назвал этот слой мышечным слоем" (стр. 153).

Процесс расслоения приводит затем к образованию четырех слоев, из которых два верхних (составляющих "животный" или "серозный" слой) дадут начало животной (нервно-мышечной) части тела, а нижняя пара - пластическим или вегетативным органам. Самый верхний слой образует внешнюю оболочку эмбриона, а также амниотические складки; от него на очень

ранней стадии отделяется зародыш центральной нервной системы, образующий более или менее независимый слой. Под самым внешним слоем находится слой, из которого формируются мышечная и скелетная системы, а под этим "мышечным слоем" находится "сосудистый слой", который дает начало основным кровеносным сосудам. Самый внутренний слой из четырех образует слизистую оболочку пищеварительного канала и зависимых от нее частей; однако на современном этапе он, как и другие слои, представляет собой плоскую пластинку.

Из всех этих слоев получают трубки путем простого загибания их краев. Самый внешний слой становится обволакивающей кожной трубкой эмбриона; слой нервной системы образует трубчатый зародыш головного и спинного мозга; слизистый слой изгибается, образуя пищеварительный тракт; мышечный слой растет вверх и вниз, образуя мясистую и костную трубку стенки тела; даже сосудистый слой образует трубку, обволакивающую пищеварительный канал, но часть его идет на формирование медиального "Гекресе", или брыжеечного комплекса, который значительно отличается от трубчатой формы.

Когда эти трубки или "основные органы" сформированы, процесс первичной дифференцировки завершен. Основные органы, однако, на самом деле никогда не имеют формы трубок; они существуют как трубки только в идеале, поскольку морфологическая и гистологическая дифференцировка происходит одновременно с процессом первичной дифференцировки.

В результате морфологической дифференциации различные части основных органов становятся специализированными из-за неравномерного роста сначала в примитивные органы, а затем в функциональные органы тела. "Отдельные секции труб, первоначально сформированных из слоев, приобретают индивидуальные формы, которые позже приобретают особые функции: эти функции в самом общем виде являются подчиненными элементами функции всей трубы, но все же отличаются от функций других секций. Таким образом, нервная трубка дифференцируется на органы чувств, головной и спинной мозг, пищеварительная трубка - на полость рта, пищевод, желудок, кишечник, дыхательный аппарат, печень, мочевой пузырь и т.д. Эта специализация в развитии связана с усилением или замедлением роста" (стр. 155). Быстрый рост, сконцентрированный в одной точке, приводит к эвагинации; таким образом, органы чувств формируются из нервной трубки, печень и легкие - из пищеварительной трубки. Или усиленный рост участка трубки приводит к ее разбуханию; таким образом, мозг развивается из нервной трубки, желудок - из пищеварительной трубки. Сегментация, которая вскоре становится столь заметной, особенно в мышечном слое, также обусловлена процессом морфологической дифференцировки.

В то же самое время, когда органы тела таким образом грубо блокируются и формируются из зародышевых листков, активно продолжается третий процесс дифференцировки. "В дополнение к дифференцировке слоев, позже следует другая дифференциация в веществе слоев, в результате чего хрящ, мышца и нерв отделяются, часть массы также становится жидкой и поступает в кровоток" (стр. 154). Благодаря гистологической дифференцировке текстура слоев и зарождающихся органов становится индивидуальной. При своем раннем появлении зародыш состоит из почти однородной массы, содержащей прозрачные или темные шарики, взвешенные в его веществе (ii., стр. 92). Эта однородность уступает место гетерогенности; бесструктурная масса становится волокнистой, образуя мышцы, затвердевает, образуя хрящ или кость, становится жидкой, образуя кровь, дифференцируется сотней других способов — на

поглощающие и секретирующие ткани, на нервы и ганглии и так далее. Следует отметить, что концепция гистологической дифференцировки независима от клеточной теории; она означает ту текстурную дифференцировку, которая приводит к образованию тканей в смысле Биша. Ткани и зародышевые листки находятся в довольно тесной связи друг с другом, поскольку, в то время как определенные ткани образуются главным образом, но не исключительно в одном слое, другие образуются только в одном слое и никогда в другом месте. Например, периферические нервы по большей части формируются в мышечном слое, хотя основная часть нервной ткани формируется в стенках нервной трубки; аналогично, кровь и кровеносные сосуды могут вытекать практически из любого слоя, хотя их главным источником является сосудистый слой; с другой стороны, кость формируется только в мышечном слое (i, стр. 155, ii, стр. 92-3).

Это отношение ткани к зародышевому слою было более полно рассмотрено и выдвинуто на первый план Ремаком с точки зрения клеточной теории, и этим мы займемся в следующей главе ([глава XII.](#)).

Четвертая глава еще больше развивает анализ процессов развития и обсуждает, в частности, схему развития, которую демонстрируют позвоночные. Характерная структура тела позвоночных обусловлена "двойным симметричным" скручиванием зародышевых слоев, в результате чего образуются две основные трубки, одна над и одна под осью тела, которая является хордой. Спинная трубка образована двумя слоями животного, брюшная трубка - всеми слоями вместе взятыми (см. [Рис. 7](#)).

Процесс достаточно четко показан на схеме. Будет видно, что реальной основой и каркасом устройства является мышечный слой с его двумя трубками, одна из которых окружает центральную нервную систему и образует "спинные пластинки", а другая окружает полость тела и образует "вентральные пластинки". В дорсальных пластинках, которые рано проявляют метамерную сегментацию, развивается вложенный скелет нервной оси; в вентральных пластинках формируются ребра, вентральные дуги позвоночных, подъязычная кость, нижняя челюсть и другие структуры скелета.

Пищеварительная, или "слизистая", трубка и покрывающая ее часть сосудистого слоя настолько тесно срастаются друг с другом, что образуют единый примитивный орган - пищеварительный канал. Соответственно, мышцы пищеварительного тракта, по всей вероятности, развиты в вкладывающей части сосудистого слоя. Из "Гекресе", или оставшейся части сосудистого слоя, развиваются тельца Вольфа (*Урниерен*, пронефрос), почки, половые железы и ряд "кровеносных желез" - надпочечники, щитовидная железа, тимус и селезенка. Бэр не придавал никакого особого морфологического значения выстилке брюшины полости тела, как это делается в более современных формах теории зародышевого слоя. Жаберные щели были в основном образованы выростами из пищеварительного канала.

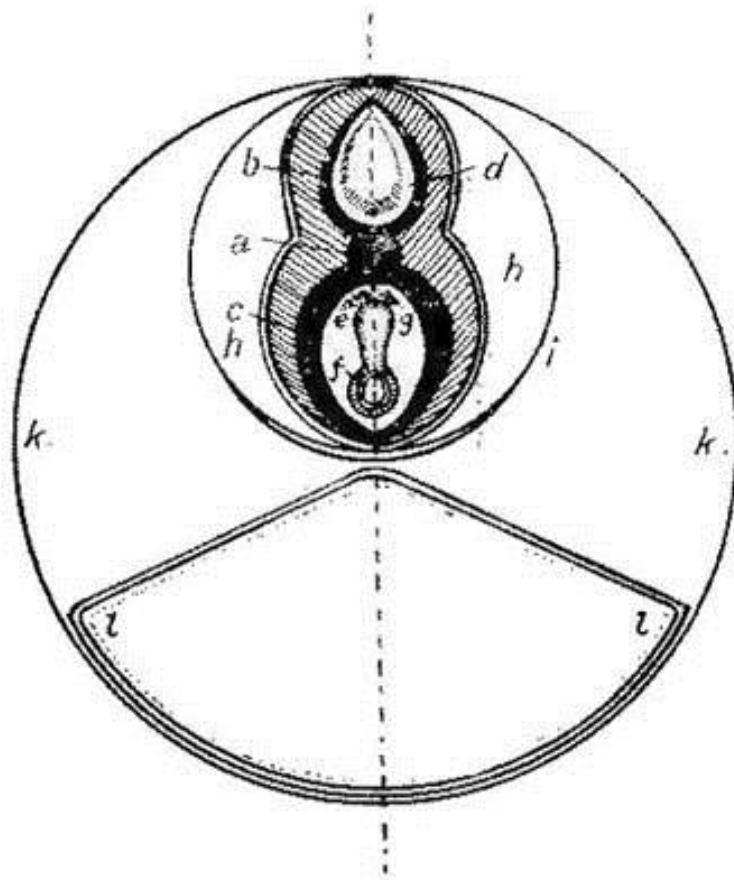


Рис. 7. Идеальное поперечное сечение эмбриона позвоночного. (After von Baer.)

- | | | |
|---------------------------|---------------------------|-----------------------|
| a. Хорда. | e. Слой сосудов. | i. Амнион. |
| b. Дорсальные пластинки. | f. Пищеварительный тракт. | k. Серозная оболочка. |
| c. Вентральные пластинки. | г. Пронефрос. | l. Толковый мешок. |
| d. Спинной мозг. | h. Кожа. | |

В своей теории зародышевого слоя фон Бэр испытал большое влияние Пандера, которому принадлежит фактическое открытие процесса образования слоя. Пандер, однако, различал только три зародышевых слоя: верхний "серозный" слой, нижний "слизистый" слой и средний "сосудистый слой". Именно он ввел термины "Кеймхат" (бластодерма) и "Кеймблатт" (зародышевый слой).

Честь быть основателем теории зародышевого слоя иногда приписывается К. Ф. Вольфу, в частности Келликеру и О. Хертвигу. Вольф, это правда, в своих мемуарах "О формировании кишечника" (1768-1789) показал, что желудочно-кишечный тракт был сначала сформирован в виде плоской пластины, которая сворачивалась, образуя трубку, и в несколько расплывчатом отрывке он намекнул, что аналогичный способ происхождения может быть обнаружен и для других систем органов. Но кажется очевидным, что у Вольфа не было определенной концепции процесса образования слоев как первого и необходимого шага во всей дифференциации. Таково, во всяком случае, было мнение фон Бэра, который приписывает Потворству славе

открытия зародышевых пластов. "Вы, — пишет он, — благодаря вашему более ясному пониманию расщепления зародыша - процесса, который оставался неизвестным Вольфу, - пролили свет на все формы развития" (стр. xxi).

Теперь, следуя изложению фон Бэра, мы увидели, что развитие по сути является процессом дифференциации, продвижением от общего к особенному, от гомогенного к гетерогенному; мы проанализировали этот процесс на три подчиненных процесса — первичную, гистологическую и морфологическую дифференциацию. До сих пор мы рассматривали развитие в целом и законы, которые им управляют; теперь мы должны рассмотреть разновидности развития, которые в таком изобилии предлагает животный мир, чтобы выяснить, какие отношения существуют между ними. Это проблема, поставленная в пятой книге. Бэр сразу ставит нас лицом к лицу с решением проблемы, предпринятой в законе Меккеля-Серреса. Общепринято мнение, пишет он, что высшие животные повторяют в своем развитии взрослые стадии низших, и это считается основным законом, регулирующим отношение разнообразия развития к разнообразию взрослой формы. Это мнение возникло, когда было мало реальных знаний об эмбриологии; оно действительно пролило свет на определенные случаи чудовищного развития, но было заведено слишком далеко. Это осложнялось верой в историческую эволюцию; "Люди постепенно научились думать о различных формах животных как о происшедших одна от другой - и, казалось, по крайней мере в некоторых кругах, были полны решимости забыть, что эта метаморфоза могла быть только концептуальной" (стр. 200). В то же время теория параллелизма привела людей к восстановлению устаревшей концепции шкалы существ, утверждающей, что животные образуют единый ряд возрастающей сложности, шкалу, по которой высшие члены должны подниматься шаг за шагом в своем развитии, — из чего следовало, что эволюция, понимаемая ли как идеал или как исторический процесс, может происходить только по одной линии, может быть только прогрессивной или регрессивной. Не все сторонники теории параллелизма придерживались этих крайних взглядов, но выводы такого рода были достаточно естественными и логичными.

Фон Бер вскоре обнаружил в ходе своих эмбриологических исследований, что факты совершенно не согласуются с доктриной параллелизма; развивающийся цыпленок, например, был на очень ранней стадии явно позвоночным и не повторял на своих ранних стадиях организацию полипа, червя или моллюска. Он опубликовал свои сомнения в 1823 году, но его окончательное опровержение теории параллелизма содержится в этой Статье.

Если бы было верно, говорит он, что существенной вещью в развитии животного является повторение низших организаций, тогда можно было бы сделать определенные выводы, которые можно было бы ожидать найти подтвержденными в Природе. Первый вывод состоял бы в том, что в эмбрионе высших животных не должно появляться структур, которых нет у низших животных. Но это не подтверждается фактами — например, ни у одной взрослой особи низших животных нет желточного мешка, подобного тому, что есть у куриного эмбриона. Опять же, если бы закон параллелизма был верен, эмбрион млекопитающего должен был бы повторять организацию, среди прочих групп, насекомых и птиц. Но эмбрион *внутриутробно* окружен жидкостью и, возможно, не может дышать свободным воздухом, поэтому он не может повторять строение насекомых или птиц, которые в основном являются воздушными организмами. Вообще говоря, действительно, мы находим у всех высших эмбрионов особые структуры, которые приспособливают их к совершенно особым условиям их развития, и мы никогда не находим их в качестве постоянных структур у низших животных. Сторонники теории

параллелизма могли бы, однако, признать существование таких особых эмбриональных органов без существенного ущерба для своей правоты, поскольку эти временные органы в некоторой степени выходят за рамки теории.

Но им пришлось бы столкнуться со вторым и более важным выводом из своих воззрений, а именно с тем, что высшие животные должны повторять на каждой ступени своего развития всю организацию какого-нибудь низшего животного, а не просто соглашаться с ними в отдельных деталях строения. Этот вывод, однако, не подтверждается фактами. Эмбрион млекопитающего на разных стадиях своего развития во многом напоминает взрослую особь рыбы; у него есть жаберные щели и полные дуги аорты, двухкамерное сердце и так далее. Но ни в коем случае она не сочетает в себе все основные признаки рыбы; у нее никогда не было ни рыбьего хвоста, ни плавников, ни формы. Любое перепросмотрение, которое может иметь место, - это перепросмотр отдельных органов, полная организация рыбы никогда не повторяется. Это действительно фундаментальная критика теории параллелизма; и если она применима даже в пределах типа позвоночных, тем более она применима к сравнениям между эмбриональными позвоночными и взрослыми беспозвоночными.

Есть также несколько меньших аргументов, которые можно было бы привести против теории параллелизма. Если бы теория была строго верна, то ни одно состояние, которое является постоянным у высших животных, не могло бы быть пройдено животным, стоящим ниже по шкале. Но птицы, стоящие на более низком уровне развития, чем млекопитающие, проходят стадию, на которой они в определенных отношениях гораздо больше напоминают млекопитающих, чем во взрослом состоянии, поскольку в эмбриональном состоянии они сходны с млекопитающими в том, что у них нет ни перьев, ни воздушных мешочков, ни пневматических мешочков в костях, ни клюва. Их мозг также больше напоминает мозг млекопитающих на более ранней стадии, чем на более поздней. Точно так же многоножки и гидрахиды имеют при рождении три пары ног и напоминают на этой стадии взрослых насекомых, которые образуют более высокий класс.

Опять же, если бы аналогия между развитием индивида и эволюцией *Школы существ* была завершена, органы и органые системы должны были бы развиваться у индивида в том порядке, в котором они появляются на шкале существ. Но это не всегда так. У рыб на задней конечности развивается только концевой сустав, в то время как у эмбрионов высших животных первым появляется базальный сустав.

Другое следствие, которое можно было бы ожидать, если бы теория параллелизма была верна, - это позднее появление в развитии частей, которые присущи только высшим животным. Соответственно, при развитии позвоночного нельзя было бы ожидать, что позвоночные появятся до того, как эмбрион пройдет многие стадии беспозвоночности. Но опыт показывает прямо противоположное, ибо у цыпленка зачатки позвоночной оси появляются раньше, чем у любой другой части.

Таким образом, теория параллелизма или перепросмотра не подтверждается фактами и явно не может быть тем законом, который мы ищем. Но какова же тогда истинная связь между разнообразием развития и структурой взрослого человека? Прежде чем ответить на этот вопрос, мы должны рассмотреть различные формы организации взрослого человека и рассмотреть, в каких отношениях они находятся друг с другом. В частности, мы должны выяснить, относятся ли они к одному типу или ко многим. Один момент здесь является

кардинальным — мы должны различать *тип* организации и *степень* дифференциации. Под "типом" фон Бер подразумевает структурный план организма. "Я называю *типом* пространственное соотношение органических элементов и органов" (стр. 208). Каждый тип организации характеризует одну из больших групп животных; меньшие группы представляют собой "градусные" модификации типа. "Произведение степени дифференциации и типа дает несколько больших групп животных, которые называются классами" (стр. 208). *Ausbildung* (дифференциация) происходит в одном или другом из нескольких направлений, при адаптации, например, к жизни в воде или к жизни в воздухе.

Фон Бер считает, что существует четыре основных типа — (1) периферический, или лучевой, тип, (2) продольный, (3) массивный, или моллюскообразный, тип, (4) позвоночный. Лучевой тип демонстрируют дисковидные инфузории, медузы, морские звезды и их союзники. Продольный тип характеризует такие роды, как *вибрионы*, *филярии*, *гордиусы* все кольчатые животные. Моллюски, коловратки, многозубки и такие инфузории, которые не включены в типы (1) и (2), принадлежат к массивному типу, у которого тело и его части образуют округлые массы. Продольный тип преимущественно "животный", массивный тип преимущественно "пластичный" (вегетативный). У позвоночного типа высоко развиты как "животные", так и "пластические" органы. Симметричным расположением частей животного он напоминает продольный тип; егопластиковые части с их асимметричным расположением и округлой формой относятся к массивному типу.

Эти типы фон Бэра неизбежно напоминают "Объятия" Кювье, с которыми они более или менее совпадают. Похоже, что фон Бер пришел к своим типам (на основе изучения строения взрослого человека) независимо от Кювье, хотя приоритет публикации принадлежит Кювье. [174]

Теперь ясно, что развитие индивида, которое по сути является *Ausbildung*, дифференциацией, непосредственно сопоставимо с дифференциацией форм внутри типа по ступеням. И точно так же, как тип управляет всеми своими разнообразными модификациями, так и развитие индивида всегда происходит в рамках, налагаемых типом. Это главный вклад фон Бэра в теорию эмбриональных отношений — закон, согласно которому "тип организации определяет способ развития" (стр. xxii). Развитие происходит не просто от общего к особенному — существует по крайней мере четыре различных "общих" типа, из которых развивается особенное. Тип фиксируется на самых ранних стадиях развития — эмбрион позвоночного с самого начала является позвоночным (стр. 220), и он ни разу не демонстрирует какого-либо совпадения в общей организации с каким-либо беспозвоночным. Типы независимы друг от друга; дифференцировка и развитие в каждом из них протекают по-разному. Не что иное, как некоторые аналогии, которые можно найти между самыми ранними стадиями развития эмбрионов разного типа. Таким образом, эмбрионы позвоночных и кольчатых сходятся в определенных моментах во время формирования примитивной полоски. И на самой ранней из всех стадий, стадии яйца, вероятно, существует согласие между всеми типами. В яйцах с желтком, будь то позвоночные или кольчатые, всегда есть разделение на животный и пластиковый слои. Также кажется, что полый шар был постоянной стадией в развитии всех животных (стр. 224, 258). Помимо этих аналогий, развитие каждого из четырех основных типов протекает совершенно независимо, и ни один эмбрион ни одного из высших типов не повторяет в своем развитии своеобразную организацию любого взрослого человека низших типов.

Если мы теперь рассмотрим развитие внутри типа, что является единственно допустимым, мы придем к определенным законам, регулирующим отношение эмбрионов друг к другу. Например, на определенной стадии эмбрионы позвоночных необычайно похожи друг на друга. У фон Бэра были два духа, которых он не мог отнести к их классу среди амниот; возможно, это были ящерицы, птицы или млекопитающие, он не мог сказать определенно, какие именно. [175] Обычно, чем дальше назад мы заходим в развитии позвоночных, тем более похожими мы находим эмбрионы. Первыми появляются символы типа, затем символы класса, затем символы, различающие меньшие классификационные группы. "Из более общего типа постепенно проступает особый" (стр. 221). Птенец - это сначала позвоночное, затем наземное позвоночное, затем птица, затем наземная птица, затем галлиноземистая птица и, наконец, *Gallus domesticus*. Развитие внутри типа - это прогресс от общего к особенному, настоящая эволюция. Чем сильнее расходятся два взрослых человека, тем дальше назад мы должны зайти в их развитии, чтобы найти согласие между их эмбрионами. Мы можем обобщить этот случай в следующих законах:—

"(1) Что общие признаки большой группы, к которой принадлежит эмбрион, проявляются в развитии раньше, чем особые признаки. С этим согласуется тот факт, что везикулярная форма является наиболее общей формой из всех; ибо что в большей степени является общим для всех животных, чем противопоставление внутренней и внешней поверхности?

"(2) Менее общие структурные отношения формируются после более общих, и так далее, пока не появятся самые особые.

"(3) Зародыш любой данной формы, вместо того чтобы проходить через состояние других определенных форм, наоборот, отделяется от них.

"(4) По существу, зародыш высшей животной формы никогда не напоминает взрослую особь другой животной формы, а только ее зародыш" (стр. 224).

Эти законы, относящиеся к развитию в пределах типа, разрушительны даже для ограниченного применения теории параллелизма, ибо даже в пределах типа не существует реальной шкалы, по которой должны подниматься высшие формы; каждый зародыш развивается сам по себе и рано или поздно расходится с зародышами других видов, причем расхождение наступает тем раньше, чем больше разница между взрослыми формами. Только потому, что низшие, менее дифференцированные взрослые формы мало отличаются от обобщенного, или эмбрионального, типа, они демонстрируют определенное сходство с эмбрионами высших, более дифференцированных членов группы. Такое сходство, однако, не является следствием необходимого закона, управляющего развитием высших животных; напротив, оно является просто следствием организации этих низших животных (стр. 224).

Фон Бер продолжает показывать, каковы отличительные эмбриологические признаки типов и классов, разрабатывая дихотомическую схему развития, которой должен следовать каждый эмбрион, рано или поздно разветвляясь до своей конечной точки, в соответствии с более низкой или более высокой целью, которой он должен достичь.

Одно важное следствие для морфологии вытекает из законов дифференциации внутри типа фон Бэра. Если эмбрион развивается от общего к особенному, то состояние, в котором впервые появляется каждый орган или органная система, должно отражать общее или типичное состояние этого органа в группе. Таким образом, эмбриология окажет большую помощь

сравнительной анатомии, главной целью которой является выявление обобщенного типа, общего плана строения, на основе которого построены животные каждой большой группы. И самым верным способом определить истинную гомологию частей тела будет изучение их раннего развития. "Ибо, поскольку каждый орган становится тем, что он есть, только благодаря способу своего развития, его истинная ценность может быть распознана только по способу его формирования. В настоящее время мы формируем наши суждения на основе неопределенной интуиции, вместо того чтобы рассматривать каждый орган просто как изолированный продукт его основного органа и различать с этой точки зрения соответствия и различия в различных типах" (стр. 233). Следовательно, части, которые развиваются из одного и того же "основного органа" и, в конечном счете, из одного и того же зародышевого слоя, имеют определенное родство, которое может даже достигать степени точной гомологии.

Теперь, поскольку способ развития у каждого типа свойственен этому типу, органы с одинаковыми названиями у разных типов не обязательно должны считаться гомологичными, даже если они точно соответствуют друг другу в своих общих *функциональных* отношениях с остальными органами. Таким образом, центральную нервную систему членистоногих нельзя гомологизировать с центральной нервной системой позвоночных, поскольку она развивается по-другому. Точно так же мозг членистоногих или моллюсков нельзя строго сравнить с мозгом позвоночных. Опять же, дыхательные трубки или трахеи насекомых, подобно трахее и бронхам многих позвоночных, являются органами дыхания воздухом. Но эти два органа не гомологичны, поскольку дыхательные трубки позвоночных развиваются из пищеварительной трубки ("основного органа" пищеварительной системы, развившегося из растительного слоя), в то время как дыхательные трубки насекомых возникают либо путем гистологической дифференцировки, либо путем инвагинации кожи (стр. 236). Органы могут быть гомологичными только в пределах больших групп; о гомологии между представителями разных типов не может быть и речи.

Развитие растений, как и развитие животных, по существу является прогрессом от общего к особенному (стр. 242). Ботаников не беспокоила никакая теория рекапитуляции, и, основывая свои большие группы, акотиледоны, однодольные и двудольные, на эмбриологических признаках, они руководствовались истинными принципами, которым действительно следует следовать в зоологии. Если бы мы достаточно хорошо знали развитие всех видов животных, то наилучшим способом их классификации было бы соответствие признакам, которые они проявляют в своем раннем развитии, поскольку именно в раннем развитии они проявляют признаки данного типа в их наиболее обобщенной форме. Как бы то ни было, по своему невежеству мы вынуждены выделять большие группы путем изучения строения взрослых особей, но, собрав воедино все, что нам известно из сравнительной эмбриологии, мы обнаруживаем, что классификация животных по способу их развития дает, что вполне естественно, те же четыре группы, что и изучение строения взрослых особей. Таким образом, выделяются четыре типа развития:—

(1) Двойная симметрия, которая встречается у позвоночных. Это называется двойной симметрией, потому что у позвоночных развитие происходит от центральной оси (хорды) в двух направлениях, вверх и вниз, таким образом, что образуются две трубки, одна выше и одна ниже оси. (2) Второй тип - симметричный, который показан кольцами. На вентральной поверхности желтка образуется примитивная полоска; развитие происходит симметрично с обеих сторон

полоски. (3) Радиальное развитие, вероятно, типично для радиального структурного типа. (4) В массивном типе развитие, по-видимому, спиралевидное.

Общим для большинства способов является разделение зародыша на животную и пластиковую прослойки, разделение, которое, по-видимому, в значительной степени обусловлено присутствием желтка. Классификация, основанная на эмбриологических признаках, должна применяться даже к меньшим группам и здесь оказалась бы полезной. Эмбриология, например, полностью поддерживает разделение де Бленвилем батрахий от настоящих рептилий, [176] у рептилий развивается амнион, а у батрахий - нет.

Теперь мы переходим к шестой и последней главе. Развитие - это подлинная эволюция частного от общего, таков самый общий закон фон Бэра из всех. Это можно выразить несколько иначе, и слова, которые он выбирает в шестой Книге, чтобы выразить этот окончательный и наиболее общий результат, таковы: "История развития индивида - это история растущей индивидуальности во всех отношениях" (стр. 263). Величайший современный трактат по эмбриологии заканчивается на великолепной ноте. Всеми формами жизни управляет одна творческая мысль. И еще— "Это та же самая мысль, которая в космическом пространстве собрала рассеянные массы в сферы и связала их вместе в солнечной системе, та же самая, которая из выветрившейся пыли на поверхности металлических планет породила формы жизни. И эта мысль есть не что иное, как сама жизнь, а слова и слоги, в которых жизнь выражает себя, являются разнообразными формами живого" (стр. 264).

Фон Бэр очень напоминает Кювье. В нем есть та же чистая интеллектуальная мощь, то же здравомыслие, та же синтетическая хватка. Фон Бер, как и Кювье, никогда не забывал, что работает с живыми существами; он был пропитан, как и Кювье, ощущением их функциональной приспособленности. В своей статье о внешнем и внутреннем скелете [177] он дает мастерский анализ функциональных модификаций конечностей у позвоночных, и действительно, вся статья, с ее трезвой атакой на трансцендентализм, является подтверждением как функциональной точки зрения, так и важности эмбриологии.

И Кювье, и фон Бэр, в силу самого здравомыслия своих взглядов, оказались в частичной оппозиции к теориям, распространенным в их время. Кювье был критиком Жоффруа и трансценденталистов, Ламарка и верующих в *Échelle des êtres*, эволюционный или идеальный подход. Фон Бер также, хотя и находился под сильным влиянием *натурфилософии*, выступил против преувеличений трансцендентальной школы и своей неопровержимой критикой теории параллелизма выбил почву из-под ног у тех, кто слишком легко верил в историческую эволюцию. [178]

Мы видели, в чем заключалась критика фон Бэром теории параллелизма. Если мы обратимся к более поздним работам Кювье, то обнаружим, что основная критика выражена в аналогичных терминах. Говоря о попытке, которая была предпринята, чтобы показать, что рыбы были моллюсками, развитыми до более высокой степени, он писал в 1828 году, [179] "Давайте сделаем вывод, что даже если об этих животных можно говорить как об облагороженных моллюсках, как о моллюсках, достигших более высокой степени развития, или если они являются эмбрионами рептилий, зачатками рептилий, это может быть верно в отношении них только в абстрактном и метафизическом смысле, и что даже это абстрактное утверждение было бы очень далеко от того, чтобы дать точное представление об их организации". Из того факта, что органы дыхания и кровообращения рыб во многом напоминают органы головастики, был

сделан вывод, что рыбы в некотором смысле являются эмбрионами земноводных (стр. 547). Но такой взгляд на вещи не менее порочен "по той причине ... что он учитывает только один или два момента и пренебрегает всеми остальными" (стр. 548) и прямо противоречит здравому смыслу. Никогда не бывает повторения тотальных организаций, только в большинстве случаев отдельных органов.

Следует помнить, что Кювье выступил против теории *Эшелона мертвых* и разрушил ее, не только показав, что в природе существуют четыре совершенно разных плана строения животных, но также продемонстрировав, что даже животных каждого отдельного *отряда* нелегко расположить в одну серию, что последовательное расположение действительно справедливо только для их отдельных органов. Фон Бер также считал, что существует четыре различных типа структуры; он также боролся с идеей градации в пределах типа. Поскольку виды представляют собой последовательные стадии развития, *Ausbildung* типа, постольку может быть применена идея шкалы существ. Но представители типа следуют не одной линии эволюции, а нескольким расходящимся линиям, непосредственно приспосабливаясь к различным условиям окружающей среды, так что их последовательное расположение, как правило, невозможно. Возможно, удастся установить последовательное расположение отдельных органов от простейшего к самому сложному. Но каждый орган или органная система потребует различного последовательного расположения, поскольку разные системы различаются у разных линий, и животное может быть высокоразвитым в отношении одной системы и мало развитым в отношении всех остальных. Человек, например, является высшим животным только в отношении своей нервной системы. Следовательно, идея масштаба существ имеет лишь очень ограниченное применение даже в пределах данного типа. Применительно ко всему животному царству это становится просто абсурдным.

Еще одним моментом сходства между Кювье и фон Бэром было то, что Кювье, хотя по сути изучал строение взрослых особей, признавал важность эмбриологии; следуя некоторым наблюдениям Дютроше, он изучал плодную мембрану млекопитающих и пытался установить их гомологию. [180] И в своей критике позвоночной теории черепа он выдвинул в качестве аргумента против того, что базисфеноид является позвоночным центром, тот факт (установленный Керкрингом, 1670), что он развивается из двух центров. [181] Отношение фон Бэра к трансцендентальной анатомии было в некотором смысле близким, хотя он был ярким критиком крайних взглядов школы. [182] Он позаимствовал у Окена идею о том, что простой фундаментальный план управляет организацией всех позвоночных; "То, что челюсти и конечности являются модификациями одной фундаментальной формы, легко очевидно, и, после Окена, этот факт должен быть принят большинством тех натуралистов, которые не отказываются признать существование общего типа, из которого развивается разнообразие строения" (i., стр. 192). Он принял позвоночную теорию черепа в ее основных чертах и использовал свои эмбриологические знания для поддержки идеи о том, что челюсти соответствуют конечностям — последнее является частью трансцендентальной идеи о том, что задний конец тела повторяет организацию передней части (i., стр. 192). Конкретная форма, которую приняла его теория отношения челюстей к конечностям, показана в следующем отрывке: "Верхнечелюстная кость имеет ... значение конечности и в то же время ребра или нижней дуги позвонка, подобно тому как кости таза объединяют в себе значение ребер и проксимальных частей задней конечности" (*Архив Меккеля*, стр. 367, 1826).

Он оценил морфологическую идею последовательного повторения частей и дал ей точную формулировку. Все тело позвоночных, по его мнению, состояло из продольного ряда морфологических элементов, каждый из которых представлял собой срез каждого из основных органов — позвонка, участка нервного канатика и так далее (*Entwicklungsgeschichte*, ii., стр. 53). Группы этих морфологических элементов образовали морфологические подразделения, такие как позвоночные сегменты головы с их высокоразвитыми нервными дугами или сегменты шеи с их неразвитыми грудными дугами. Морфологические элементы отчетливо проявляются только в частях тела животных, но у эмбриона есть признаки сегментации также вегетативных частей, например, жаберных щелей и дужек сосудов. Вегетативные части, однако, развиваются в целом несимметрично (ср. Bichat). Эти элементы, которые выделяет фон Бер, являются морфологическими единицами, как он сам указывает, противопоставляя их органам, которые обычно не являются единицами в морфологическом смысле. "Мы называем органом, - пишет он, - каждую часть, которая в силу своей формы или функции обладает определенной отличительной чертой, но это понятие очень неопределенно и обладает, с морфологической точки зрения, небольшой ценностью. По этой причине представляется необходимым ввести в научную морфологию понятия морфологических элементов и подразделений" (ii., с. 84).

Фон Бэр оказал очень значительное влияние на последующее направление морфологической теории. Своей критикой теории Меккеля-Серреса он на время избавил морфологию от идеи, которая вводила ее в заблуждение; своей заменой закона, согласно которому развитие всегда идет от общего к особенному, он заставил морфологов искать архетип в эмбрионе, а не только во взрослом организме, и заставил их осознать, что гомологии часто лучше всего искать на самых ранних стадиях развития; сформулировав теорию зародышевого слоя, он снабдил морфологов новым критерием гомологии, основанным на особых отношениях частей (зародышевых листков), которые впервые дифференцируются в эмбрионе. все развитие. Он сделал изучение развития неотъемлемой частью морфологии.

[166] *О поколении животных.*

[167] *Формат для этого, ? 1600; De formatione foetus, 1604.*

[168] *Упражнения для размножения животных, 1651.*

[169] *Формование пулли в ovo, 1673; инкубирование ovo, 1686.*

[170] *De formatione pulli in ovo, 1757-8; Sur la formation du cœur dans le poulet, 1758.*

[171] *Теория порождения, 1759; Исследование формирования кишечника, 1768-9.*

[172] *Beiträge zur Entwicklung des Hühnchens im Ei. Würzburg, 1818.* Также на латыни в сокращенной форме, 1817 год.

[173] *Untersuchungen ü. die Entwicklungsgeschichte der Fische; Leipzig, 1835.*

[174] Кювье в 1812 году, *Ann. Mus. d'Hist. Nat.*, xix.; фон Бэр в 1816 году, *Новый акт акад. нац. Cur. See Entwicklungsgeschichte der Thiere*, i., p. vii., f.n.

[175] Сравните параллельный отрывок из "Прево и Дюма": "С первого взгляда бросается в глаза сходство между формами самых ранних зародышей этих двух классов, сходство настолько экстраординарное, что нельзя не согласиться с выводами, вытекающими из него. Сходство настолько поразительное, что самому опытному наблюдателю трудно как - либо отличить эмбрионы собаки или кролика ... от домашней птицы или уток соответствующего возраста". — *Ann. Sci. nat.*, iii., стр. 132, 1824.

[176] *De l'organisation des Animaux*".

[177] "Ueber das äussere und innere Skelet," *Meckel's Archiv für Anat. u. Physiol.*, pp. 327-76, 1826. Смотрите также его *Entwicklungsgeschichte*, i, стр. 181 и далее.

[178] Фон Бэр написал благодарную биографию Кювье, опубликованную посмертно в 1897 году, *Lebensgeschichte Cuviers*, под ред. Л. Стиды. Французский пер. в *Анн. нац. (Зоол.)*, ix., 1907.

[179] Кювье и Валансьен, *Естественная история Пуассона*, i., стр. 550.

[180] *Память. Mus. d'Hist. Nat.*, iii., стр. 98-119, 1817.

[181] *Сравнительный анализ*, 3-е изд., том i, стр. 414, Брюссель, 1836.

[182] В вышеупомянутой статье из *архива* Мюллера он энергично критикует Каруса и с сарказмом отзывается о Жоффруа.

ГЛАВА X

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЙ КРИТЕРИЙ

Работа Пандера 1817 года была предтечей эмбриологического периода, в который надежды и интерес людей были сосредоточены вокруг изучения развития. "С недоумением мы увидели, что перенеслись на незнакомую почву нового мира", - писал Пандер, и многие разделяли его обнадеживающий энтузиазм. "*Entwicklungsgeschichte*" К. Э. фон Бэра была, безусловно, величайшим произведением того времени, но она стоит в определенной степени особняком; в этой главе мы должны рассмотреть людей поменьше, которые были современниками, друзьями, последователями или критиками Бэра.

Эта новая эмбриология была в значительной степени немецкой наукой, и все ее лидеры были лично знакомы. Пандер, фон Бэр и Ратке были в дружеских отношениях друг с другом; фон Бэр посвятил Пандеру свою главную работу; Ратке посвятил фон Бэру второй том своих "*Абхандлунгенов*". Интерес к новой науке, однако, не ограничивался Германией. В Италии Рускони начал в 1817 году свои новаторские исследования по развитию амфибий с *Описания анатомических органов, расположенных вокруг личинок акватической Саламандры* (Павия), в котором он проследил метаморфозы дуг аорты. За этим последовали в 1822 году его "*Любови водных саламандр*" (Милан), а в 1826 году - его мемуары "*О развитии гренуя*" (Милан). В этой последней статье он описал, как темное верхнее полушарие яйца лягушки разрастается над нижним белым полушарием и оставляет свободной только желточную пробку; он наблюдал сегментарную полость и архентерон, но думал, что первая стала пищеварительным каналом; он

наблюдал и правильно интерпретировал образование мозговых складок. Круглое blastopore отверстие у лягушки в более поздние годы часто называли анусом Рускони.

Во Франции Дютроше [183] исследовал половые мембраны у различных классов позвоночных; Прево и Дюма изучали самые ранние стадии развития у птиц, млекопитающих и амфибий (*Ann. Sci. nat.*, ii., iii., 1824, xii., 1827).

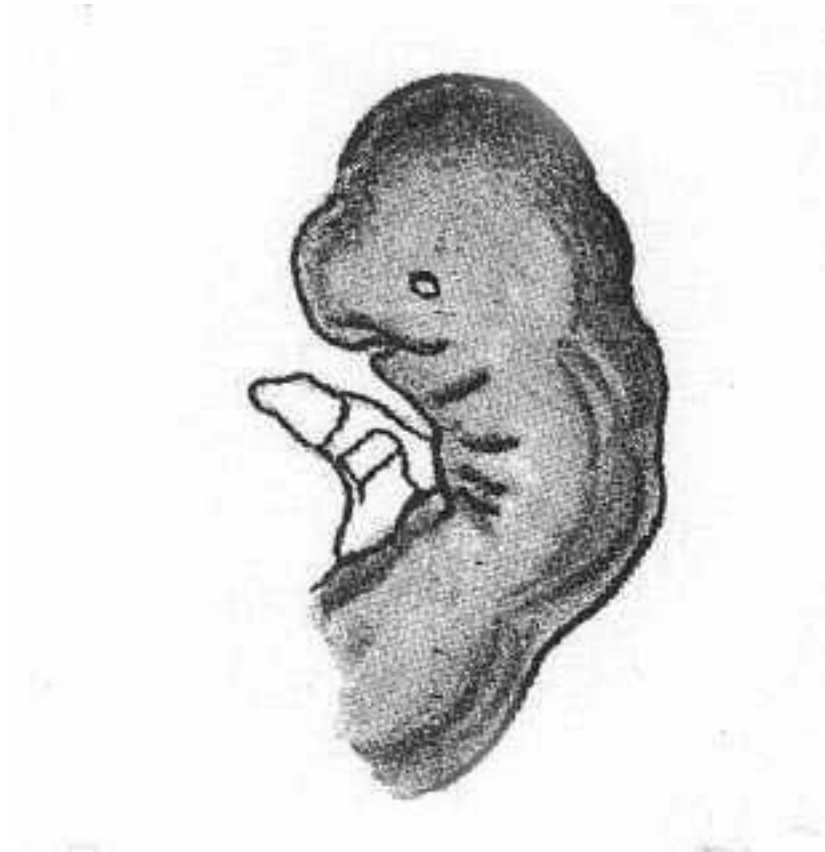


Рис. 8.
Жаберные щели эмбриона свиньи.
(Вслед Ратке.)

Чуть позже появились "Исследования Дюже по остеологии и миологии развивающихся амфибий" (1834), [184] и тщательные исследования Костэ ранней истории развития млекопитающих. [185]

Именно в 1825 году Генрих Ратке (1793-1860) опубликовал свое знаменитое открытие жаберных щелей у эмбриона млекопитающего, [186] открытие, которое вызвало значительный интерес и значительно стимулировало эмбриологические исследования. Он описывает, как у молодого эмбриона свиньи он увидел четыре щели в области шеи, идущие прямо в пищевод. Они были разделены перегородками, которые он назвал *Кименбоген* (жаберные дуги), и непосредственно перед первой жаберной щелью находилась развивающаяся нижняя челюсть. Он сравнил эти жаберные щели с жабрами морской собаки. Мы воспроизводим его рисунок свиного эмбриона (*Изида*, стр. IV, рис. 1).

Позже, в том же году Ратке обнаружил у цыпленка жаберные щели, [187] в данном случае обнаружено только три. Он описал вырастающую из передней части первой щели структуру, которую он сравнил с крышечкой или жаберной крышкой рыбы.

Эти открытия были подтверждены и расширены для цыпленка [188] эмбриологом Хушке, учеником Окена. Как и Ратке, он обнаружил только три несомненных жаберных щели, но заметил, что стенка тела перед первой жаберной щелью действительно состояла из двух дуг, которые в целом были похожи на жаберные дуги. Задний из этих двух, по его мнению, был подъязычным рогом, а передний, загнутый под углом, - зачатком верхней и нижней челюстей (стр. 401). Между этими двумя дугами он нашел отверстие, точно так же, как между двумя жаберными дугами - жаберную щель. Это отверстие вело в полость рта, и, согласно Хушке, оно стало наружным слуховым проходом. Он обнаружил также три пары дуг аорты, находящихся в тесной связи с жаберными дугами, настолько тесной, что без колебаний назвал их жаберными артериями и признал их сходство с дугами аорты рыб. Он проследил, по крайней мере частично, метаморфозы, которым подвергаются эти дуги аорты. Эту часть своего открытия он развил более подробно в статье 1828 года, [189], в которой он привел несколько превосходных цифр.

Вскоре после первой статьи Хушке фон Бер опубликовал свои взгляды и наблюдения по этому вопросу в кратких мемуарах в архиве. [190] В этой статье он подтвердил открытие Ратке и описал щели и арки у собаки и цыпленка. Примерно в это же время и Ратке, и он обнаружили жаберные щели у человеческого эмбриона (стр. 557). Он обнаружил, что обычно там имелись четыре жаберные щели, и, как предположил Ратке, первая жаберная дуга превратилась в нижнюю челюсть. Фон Бер также подтвердил открытие Ратке крышечки, отнеся его, однако, ко второй жаберной дуге. Он отказался согласиться с выводом Хушке слухового прохода из первой жаберной щели. Фон Бер увидел то, что ускользнуло от внимания Ратке и Хушке: дуг аорты было не три и не четыре, а целых пять.

По его мнению о метаморфозе дуг аорты у цыпленка, первые две пары полностью исчезли, третья пара дала начало артериям головы и передних конечностей, правая сторона четвертой дуги стала аортой, левая половина четвертой и правая половина пятой дуги стали легочными артериями, в то время как левая половина пятой дуги исчезла. Эту схему, которая для последних трех дуг была такой же, как у Хушке, фон Бер сохранил для цыплят даже во втором томе своего *труда* *Entwicklungsgeschichte* (стр. 116); однако он исправил ее для млекопитающих в том же томе (стр. 212), выведя обе легочные артерии из пятой дуги, а аорту - из четвертой слева. Он полностью осознал большую аналогию эмбрионального расположения жаберных дуг и жаберных артерий у четвероногих с их расположением у рыб (i, стр. 53, 73).

Хушке в статье 1832 года, [191], посвященной в основном развитию глаза, изобразил и описал развивающиеся верхнюю и нижнюю челюсти и вопреки фон Бэру утверждал, что первая щель переходит в слуховой проход и евстахиеву трубу.

Это были первые работы эмбриологического периода. Прежде чем перейти к обсуждению принципов, которыми руководствовались эмбриологические исследования в течение следующих десяти-двадцати лет, удобно отметить, каковы были основные направления работ, характеризовавшие этот период.

Типичной фигурой того периода является Ратке, который произвел большое количество первоклассных эмбриологических работ. Он был даже большим специалистом по эмбриологии-сравнению, чем фон Бэр, и было мало групп животных, которых он не изучал. Его первая крупная публикация, "*Руководство по физиологии Тьервельта*" (i.-iv., Галле, 1820-27), содержала много анатомических работ в дополнение к чисто эмбриологическим; здесь он начал свою серию статей о развитии половых и мочевыводящих органов, продолженную в "*Руководстве по физиологии людей и тьера*" (i., ii., Лейпциг, 1832-3). A fellow-worker in this line was Johannes Müller, whose *Bildungsgeschichte der Genitalien* (Düsseldorf) appeared in 1830.

В мемуарах о развитии раков, которые появились в 1829 году, [192] Ратке нашел у беспозвоночных подтверждение теории зародышевого слоя, выдвинутой Пандером и фон Бэр. Его сильно поразило перевернутое положение эмбриона по отношению к желтку. Проследив за развитием придатков, он заметил, насколько похожи челюсти и ноги на их ранней стадии, и как это подтверждает утверждение Савиньи о том, что конечности членистоногих принадлежат к одному типу строения. В своей статье (1832) о развитии пресноводного изоподового, Asellus, [193] Ратке возвращается к этому пункту. Комментируя первоначальное сходство в развитии усиков, челюстей и ног, он пишет: "Какие бы сомнения ни возникали у кого-либо относительно тесной связи, существующей между челюстями и ногами суставчатых животных, после исследований Савиньи по этому вопросу и моих исследований развития раков, все они должны рассеяться, когда внимательно изучается развитие пресноводных Asellus" (стр. 147 французского перевода).

Дальнейшую сравнительную работу Ратке можно найти в двух томах *Abhandlungen* и в книге "*Zur Morphologie, Reisebemerkingen aus Taurien*" (1837), которая содержит эмбриологические исследования многих различных типов, включая изучение единого плана конечностей членистоногих. Позже Ратке больше посвятил себя эмбриологии позвоночных, выпустив среди других работ свои классические статьи о развитии гадюки (1839), черепахи (1848) и крокодила (1866). Он заложил основы всех последующих знаний о развитии кровеносно-сосудистой системы в серии статей, датируемых различным периодом с 1838 по 1856 год. Диаграммы из его статьи о дугах аорты рептилий (1856) долгое время копировались во всех учебниках.

Ратке был передовым специалистом в другом важном направлении эмбриологической работы - изучении развития скелета и, в частности, черепа. Ниже мы более подробно обсудим историю эмбриологического изучения черепа; пока же отметим два других важных направления исследований, которые характеризуют этот период. Одним из них является интенсивное изучение развития человеческого эмбриона, исследование, проводимое, среди прочих, Покельсом, Зайлером, Бреше, Вельпо, Бишоффом, Вебером, Мюллером и Уортоном Джонсом. [194] Другое важное направление — раннее развитие млекопитающих — разрабатывалось главным образом Валентином, [195] Костом, [196] и, прежде всего, Бишоффом, серия работ которого из статей [197] была справедливо признана классической.

Что нас интересует главным образом в работах этого эмбриологического периода, так это, конечно, отношение эмбриологии к сравнительной анатомии и чистой морфологии. Эмбриологи не замедлили увидеть, что их работа пролила много света на вопросы гомологии и на проблему единства плана. Фон Бэр, как мы видели, ясно осознал это в 1828 году; Ратке в одной из своих самых блестящих работ, "*Анатомо-философский анализ оборудования и Цунгенбейна*" (Рига и Дерпт, 1832), с большим эффектом использовал факты развития, чтобы

показать гомологию жаберных дуг и подъязычной кости у позвоночных; Йоханнес Мюллер широко использовал эмбриологию в своей классической "*анатомии миксиноидов*" (и. Тейл, 1836) и, по словам его ученика Райхерта, твердо придерживался мнения, что эмбриология была последней инстанцией апелляции в спорных вопросах сравнительной анатомии; [198] Сам Райхерт в книге 1838 года (*Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien*) обсудили два различных метода определения "Типа" - анатомический метод сравнения взрослых особей и эмбриологический метод сравнения эмбриогенеза. Об эмбриологическом методе он говорит: "Его цель состоит в том, чтобы различать во время формирования организма первоначально данное, сущность типа, и классифицировать и интерпретировать то, что добавляется или изменяется в дальнейшем ходе развития. Эмбриологи наблюдают постепенное построение организма от его основ и отличают основу, изначальную форму, тип от индивидуального развития; таким образом, они достигают, в известной мере следуя Природе, существенной структуры организма и демонстрируют законы, проявляющиеся в течение эмбриогенеза" (стр. vi.). Эмбриологи, на которых в этом сильно повлиял фон Бэр, постепенно нащупали путь к замене "Архетипа" чистой морфологии тем, что, возможно, лучше всего назвать *эмбриологическим архетипом*. Как был осуществлен переход, мы можем лучше всего увидеть, проследив за ходом открытия в одной конкретной строке. Мы выбираем для этой цели развитие черепа - тему, которая вызывала большой интерес в то время и над которой было проделано много фундаментальной работы, особенно Ратке и Райхертом.

Продолжая свое открытие жаберных щелей и дуг у эмбрионов птиц и млекопитающих, Ратке в двух статьях 1832 г. [199] и 1833 г. [200] разработал подробную гомологию жаберных дуг у высших позвоночных. Он описывает, как у эмбриона бленни есть короткая толстая дуга между первой жаберной щелью и ртом. Посередине арки появляется борозда, не полностью разделяющая ее на две части. В передних половинах развивается хрящевой стержень, который соединяется с черепом; эти стержни переходят по обе стороны от нижней челюсти в "квадрат". В задних половинах образуются два похожих стержня, которые переходят в подъязычную кость. Подъязычная кость сначала соединена с черепом, но впоследствии освобождается и прикрепляется к "квадрату". Из заднего края подъязычной дуги вырастает перепончатая крышечка, в которой позже развиваются крылатые кости и жаберно-надкостничные лучи. Верхняя челюсть представляет собой самостоятельный вырост серозного слоя.

Таким образом, у рыб была установлена серийная гомология нижней челюсти и квадрата с подъязычной костью и истинными жаберными дугами, и Ратке без труда продемонстрировал сходное происхождение нижней челюсти и подъязычной кости у эмбрионов высших позвоночных. Он мог даже, как мы отмечали ранее, найти гомолог крышечной кости в лоскуте, который вырастает из подъязычной дуги у зародышей птиц.

Но Ратке не мог полностью освободиться от трансцендентального представления о гомологии челюстей с ребрами, и это побудило его провести определенное различие между первыми двумя и остальными жаберными дугами, с помощью которого утверждалась гомология первой с ребрами и отрицалась гомология последней. Он думал, что сможет показать, что скелетные структуры (нижняя челюсть, "квадратная" и подъязычная кость) первых двух дуг были сформированы в серозном слое, точно так же, как настоящие ребра, и, подобно им, в тесной связи со скелетной осью позвонка. Другие, "настоящие" жаберные дуги, как ему казалось, образовались в слизистом слое, в выстилке пищеварительного тракта. Они не имели прямой связи с позвоночным столбом и, следовательно, принадлежали к тому, что Карус [201] назвал

висцеральным или спланхноскелетом. Однако он не позволил этому различию помешать ему утверждать существенную гомологию всех жаберных дуг *inter se*, включая первые две.

Открытия Ратке, касающиеся развития челюстей, подъязычной кости и крышечной кости, позволили ему быстро разобраться с гомологиями, предложенными для них трансценденталистами. Он мог бы доказать с помощью эмбриологии, что челюсти не были эквивалентом конечностей, как считали многие окенианцы. Он мог бы отвергнуть, просто сославшись на факты развития, сравнение Жоффруа подъязычной кости и жаберно-остистых лучей у рыб с грудиной и ребрами. Он мог показать тщетность попыток, предпринятых Карусом, Тревиранусом, де Бленвилем и Жоффруа, установить путем анатомического сравнения гомологию крышечных костей, поскольку он мог показать, что эти кости были характерны только для рыб и были едва обозначены, да и то лишь временно, при развитии других позвоночных. [202] Он, однако, сам не осознавал связи ушных косточек с жаберными дугами, хотя знал, что Спикс и Жоффруа были совершенно неправы, гомологизируя их с крышечными костями рыбы. Он, правда, описал развитие наружного слухового прохода и евстахиевой трубы из щели, которая появляется между первой и второй дугами, как это сделал до него Хуске; он описал, в подтверждение слов Меккеля, "меккелевский отросток" молоточка, проходящего внутри нижней челюсти; но открытие истинной гомологии ушных косточек было сделано Райхертом только год или два спустя.

В своем дальнейшем изучении развития *Blennius viviparus* Ратке обратил внимание на некоторые важные факты о развитии позвоночного столба и черепа. Он обнаружил, что центральные позвонки сначала сформировались в виде колец в хордовой оболочке, от которых отходят нервные и гемальные отростки. Позже позвонок окостеневает из четырех центров. Хорда (нотохорд) немного углубляется в голову, а основание черепа образовано расширенным влагищем, которое простирается вперед перед концом хорды. Это основание черепа демонстрирует разделение на три сегмента, в которых Ратке был склонен видеть указание на наличие трех черепных позвонков. (Оказалось, что такого разделения на три сегмента на самом деле не существовало, и Ратке позже признал, что допустил ошибку в наблюдении.) Боковые стенки черепа вырастают из этого основания и образуют фиброзную капсулу для мозга. В черепной части самой хорды нет признаков сегментации; но позже черепная часть хордового влагища окостеневает, подобно позвоночным, в нескольких центрах. Сошник, который в классической форме позвоночной теории черепа был центром четвертого, или главного, позвонка черепа, согласно Ратке, не развивается непрерывно с основанием черепа и оболочкой хорды, а развивается отдельно в лицевой области.

Фон Бер, как и Ратке в то время, также в какой-то степени верил в позвоночную теорию черепа. В своем втором томе (1834, изд. в 1837) он утверждает, что развитие черепа как совокупности передних дуг позвонков в целом такое же, как и у других нервных дуг, и изменяется только большей частью мозга (*Entwicklungsgeschichte*, ii., стр. 99). Однако у него были некоторые сомнения относительно полной правильности позвоночной теории, сомнения, вызванные изучением развивающегося черепа. "В процессе формирования головы у высших животных вводится нечто дополнительное, что изначально не принадлежит черепным позвоночным. Сначала мы очень отчетливо видим позвоночные в задней части черепа. После этого он внезапно становится нечетким, как будто на него наложилось какое-то новое образование" (i, с. 194).

Еще яснее его сомнения выражены в его статье о *Кипре*. "О формировании позвоночного столба нужно сказать только то, что на этой стадии хорда видна очень отчетливо, а верхняя и нижняя дуги и остистые отростки видны до самого конца хвоста, но разделение на позвоночные резко прекращается там, где спина переходит в голову. Я без колебаний утверждаю, что *костистые рыбы также имеют на этой стадии несегментированный хрящевой череп* (как и хрящевые рыбы всю свою жизнь), выступы и впадины которого составляют его единственное сходство с позвоночным типом" (1835, с. 19).

Убежденным сторонником позвоночной теории был Йоханнес Мюллер, который в своих классических мемуарах о миксиноидах, [203] довольно подробно обсуждал связь между развитием позвоночных и развитием черепа. Его мемуары в основном посвящены сравнительной анатомии, но при изучении скелета он уделяет много внимания развитию. Он описывает формирование позвоночных у эластобранчевых эмбрионов; в отношении фактов, касающихся других позвоночных, он в значительной степени опирается на работу Ратке (*Бленниус*, 1833) и Дюге (1834). В качестве основы для своих сравнений он признает гомологию хорды у всех эмбрионов позвоночных с постоянной хордой, которая образует главную часть или весь позвоночный столб у циклостомов. Хорда имеет внутреннюю и внешнюю оболочки, а внешняя оболочка непрерывна с *основанием черепа* (стр. 92). Именно во внешней оболочке развиваются позвоночные — из четырех отдельных частей, по крайней мере у рыб, плюс дополнительный элемент, который помогает формировать центр. Череп позвоночных состоит, согласно Мюллеру, из трех позвонков, центрами которых являются базиокципитальный, базисфеноидный и пресфеноидный. Присутствуют и другие кости, помимо тех, что принадлежат позвоночным, но это образование из трех позвоночных дает основную схему черепа. Итак, капсула головного мозга, как и оболочка спинного мозга, является развитием внешней оболочки хорды. Если череп состоит из позвоночных, мы должны ожидать, что центр черепа-позвоночного разовьется во внешней оболочке по бокам черепной секции хорды в виде двух отдельных половинок, точно так же, как и тела позвоночных; мы должны ожидать, что далее хрящевые боковые стенки черепа разовьются в перепончатой оболочке головного мозга, точно так же, как нервные дуги развиваются в перепончатой оболочке позвоночного столба. В открытии Ратке (!) сегментации *основания черепа* на три части и изолированного образования сошника Мюллер видит подтверждение своей точки зрения о том, что череп состоит из трех, а не четырех позвонков. Но в наблюдениях Ратке нет ничего, подтверждающего идею о том, что центры черепа позвоночных сформированы из отдельных половинок. Мюллеру приходится довольствоваться ссылкой на состояние дел у *Ammocoetes* (которые, кстати, не были известны ему как детеныши *Petromyzon*). У простого черепа *Ammocoetes* основание образовано в основном двумя хрящевыми стержнями, лежащими более или менее параллельно продольной оси черепа и охватывающими своими задними концами черепную часть хорды.

Эти перекладки, заявляет Мюллер, явно являются все еще отдельными половинками *основной части черепа* и представляют собой разделенные центры двух задних черепных позвонков. Чтобы завершить параллель между развитием черепа и позвоночных, было бы необходимо показать, что боковые стенки черепа развивались сходным образом из отдельных частей. Мюллер не мог доказать эту точку зрения на основе имеющихся эмбриологических данных, и действительно, факты, которые он использовал, пришлось исказить, чтобы они соответствовали его теории. Любопытное очевидное подтверждение его идеи о том, что центры черепа позвоночных сформированы из отдельных половинок, было предоставлено Ратке в 1839 году открытием трабекул в эмбриональном черепе гадюки.

Следующий большой шаг в изучении развития черепа был сделан учеником Мюллера К. Б. Райхертом, который продемонстрировал в своих работах очень отчетливые следы влияния своего учителя. Первым и наиболее важным вкладом Райхерта в эту тему была его статья о метаморфозе жабр, или, как он их называл, висцеральных дуг у позвоночных, [204] особенно у двух высших классов. Райхерт описывает сходное происхождение у эмбриона птицы и млекопитающего (свиньи) трех "висцеральных" дуг. Эти дуги находятся в тесной связи с тремя черепными позвонками, которые Райхерт, как и Мюллер, различает. Он делает ретроградный шаг, признавая только три дуги аорты, и он не склонен рассматривать три висцеральные дуги как эквивалент жаберных дуг рыбы - по его мнению, они больше похожи на ребра, хотя и несколько отличаются от ребер в их более поздних модификациях. Висцеральные дуги представляют собой отростки висцеральных пластинок (von Baer), которые растут вниз и сходятся по средней линии, оставляя между собой и неразделенной стенкой тела три висцеральные щели, открывающиеся в глотку. Первый висцеральный отросток отличается по форме от других, поскольку он направляет вперед, параллельно голове и под прямым углом к ее нисходящей части, верхнюю часть, в которой позже формируется верхняя челюсть. Два других отростка прямые. От заднего края второй висцеральной дуги развивается, как видел Ратке, складка, сравнимая с крышечкой рыбы. Первая щель переходит снаружи в слуховой проход, внутри - в евстахиеву трубу, а посередине перегородка образует барабанное кольцо и барабанную перепонку. Внутри каждого из висцеральных отростков с обеих сторон развивается хрящевой стержень. На первом отростке этот стержень показывает три сегмента, из которых первый находится внутри той части отростка, которая параллельна головке. Этот верхний сегмент образует основу для костей верхней челюсти. Нижний сегмент хрящевого стержня становится хрящом Меккеля, а с внешней стороны от него формируются кости нижней челюсти. Средний сегмент становится у млекопитающих наковальней (одной из ушных косточек), а у птиц - четырехугольником. Хрящ Меккеля, который был обнаружен Меккелем [205] у рыб, амфибий и птиц представляет собой длинную полоску хряща, отходящую от ушной косточки, известной у млекопитающих как молоток, [206] к внутренней стороне нижней челюсти. Райхерт показывает, как возникает это отношение.

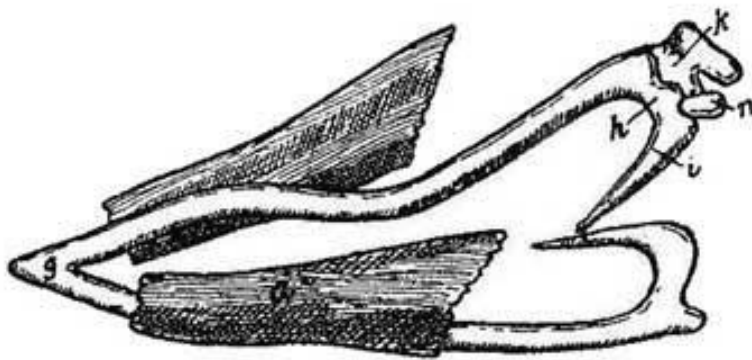


Рис. 9.Хрящ Меккеля и ушные косточки у эмбриона свиньи. (По Райхерту.)

а. Нижняя челюсть. h. Молоток. k. Наковальня.
 г. Хрящ Меккеля. i. Рукоятка молотка. n. Стремя.

Молоток, согласно его наблюдениям за эмбрионом свиньи, представляет собой просто проксимальный конец меккелева хряща, который позже отделяется от длинной дистальной части (см. Рис. 9). Третья ушная косточка млекопитающих, стремечко, происходит не от первой дуги, а от второй. Хрящевой стержень второй дуги делится, как и первая, на три части. Из них самый верхний исчезает, средний, который находится близко к ушному лабиринту, становится стремечком, а самый нижний становится передним рогом подъязычной кости. Стремя образует тесную связь с молотком и наковальней. У птиц, у которых есть единственная ушная косточка, колумелла, средняя часть I дуги образует, как мы видели, квадрат, с помощью которого нижняя челюсть соединяется с черепом. Проксимальный конец меккелева хряща, который у млекопитающих образует молоток, образует здесь суставную поверхность между нижней челюстью и квадратным суставом. Колумелла образуется из средней части из трех, в которые входит хрящ сегментов второй дуги. Следовательно, она является гомологом стремечка у млекопитающих. Третья дуга принимает различное участие, вместе со второй, в формировании подъязычного аппарата.

В этой статье Райхерт заметно продвинулся вперед по сравнению с предыдущими работниками в той же области — Ратке, Хушке, фон Бэром, Мартином Сент-Анжем, Дюджесом. Хуске действительно был первым, кто предположил, что и верхняя, и нижняя челюсти сформировались в первой жаберной дуге. Но и фон Бэр, и Ратке [207] считали, что верхняя челюсть развивалась как особый процесс, независимый от рудимента нижней челюсти, и фактическое доказательство того, что верхняя челюсть является производным от первой висцеральной дуги, по-видимому, было впервые предоставлено Райхертом. Его блестящая работа по развитию ушных косточек положила начало тому, что мы по праву можем назвать классической теорией их гомологии. Его взгляды подверглись нападкам и в некоторых моментах были исправлены, но основные установленные им гомологии даже сейчас принимаются многими, возможно, большинством морфологов.

В статье 1838 года о сравнительной эмбриологии черепа амфибий, [208] Райхерт добавил к своим результатам для млекопитающих и птиц отчет о судьбе первой и второй висцеральных дуг у Anura и Urodela.

Он обнаружил, что первая висцеральная дуга образует у амфибий практически те же структуры, что и у высших позвоночных. Его скелет разделялся, как у млекопитающих и птиц, на три части; верхняя часть давала начало небу и крыловидной кости в Anura, но, по-видимому, исчезала в Urodela, где так называемые небная кость и крыловидная кость развивались в слизистой оболочке рта; средняя часть давала, как у птиц, четырехугольник, который образовывал подвеску для обеих дуг; нижняя часть, как хрящ Меккеля, образовывала основу для костей нижней челюсти. Из арки II нижняя часть стала рогом подъязычной кости, верхняя часть имела различную судьбу. У некоторых Anura он образовывал ушную косточку (гомолог колумеллы птиц и стремечка млекопитающих), у других он исчез. У рептилий верхний сегмент второй дуги образован, как и у птиц, колумеллой.

Отчет о метаморфозах висцеральных дуг у амфибий составляет лишь малую часть мемуаров Райхерта 1838 года, главной целью которых было выявить общий "тип" черепа позвоночных и проследить за его модификациями у различных классов. Фон Бэр показал, что обобщенный тип наиболее отчетливо проявляется у раннего эмбриона; поэтому Райхерт искал архетип черепа у развивающегося эмбриона. Он применил к своей задаче предвзятое представление о том, что

череп может быть сведен к совокупности позвоночных, но он видел, что одна сравнительная анатомия не может произвести такую редукцию; поэтому он обратился к эмбриологии, надеясь найти в упрощенном строении эмбриона четкие указания на три примитивных черепных позвоночных (стр. 121, 1837).



Рис. 10.
Черепные позвонки и висцеральные дуги
у эмбриона свиньи. Брюшной аспект.
(По Райхерту.)

В голове он различал две трубки, верхняя из которых образована спинными пластинками, нижняя - вентральными или висцеральными пластинками. Обе эти пробирки были получены из серозного или животного слоя (ср. *supra*, с. 118). Стенки нижней трубки были образованы висцеральными отростками, внутри которых позже развился скелет висцеральных дуг. Стенки верхней трубки образовали кости и мышцы собственно черепа. Лицевая часть головы была сформирована элементами как из верхней, так и из нижней трубок. Спинная труба имела признаки деления на три черепных позвонка (*Urwirbeln*, примитивные позвоночные). У млекопитающих и птиц, как показал Райхерт в своей работе 1837 года, три черепных позвонка

обозначались поперечными бороздами на вентральной поверхности все еще покрытого перепонками черепа (см. рис. 10, стр. 148).

Однако даже у млекопитающих и птиц положения глаза, ушного лабиринта и трех висцеральных дуг были самыми надежными ориентирами для определения границ черепных позвонков (стр. 134-138, 1837). У земноводных, как правило, не было четких разделительных линий на самом черепе. "На этой стадии, - пишет он о хрящевом строении черепа лягушки, - мы не находим никаких следов настоящего разделения на позвоночных в хрящевой впадине, образованной *основанием черепа* и боковыми частями. Напротив, она совершенно непрерывна, как и у высших позвоночных в процессе хондрификации" (стр. 44, 1838). Позвоночные в перепончатом или хрящевом черепе могут быть разграничены у амфибий с помощью глаза и ушного лабиринта, которые расположены более или менее между первым и вторым, а также вторым и третьим позвоночными, но, прежде всего, с помощью пузырьков головного мозга.

Как и у высших позвоночных, висцеральные дуги связаны с черепными позвонками как их вентральные продолжения, будучи эквивалентными висцеральным пластинкам, которые образуют вентральную часть "примитивных позвоночных" или примитивных сегментов туловища.

Если три черепных позвонка не очень различимы на ранних стадиях развития, когда череп еще покрыт перепонками или хрящами, они становятся четко разграниченными, когда начинается окостенение. Конечным результатом окостенения являются три костных кольца, образующих три более или менее полных позвоночных. Состав этих колец следующий:—

	База.	Стороны.	Верх.
Первый	Префеноидальный	позвонка,	Орбитосфеноиды,
Лобные части	Второго позвонка,	Базисфеноидные	алисфеноиды,
Теменные части,	Третьего позвонка,	Базиокципитальный,	Экзокципитальный, Надзатылочный,

Другие кости черепа не входят в состав позвоночных, и это в значительной степени связано с тем фактом, что чувствительные капсулы формируются отдельно от черепа (стр. 29, 1838). Ушной лабиринт, это правда, в более поздний период неразрывно срастается с черепом, но кости, которые развиваются в его капсуле, тем не менее, не являются неотъемлемыми частями примитивных черепных позвонков. Интересно отметить, что этот момент уже был сделан Океном в его *Программе* (1807). Но многие кости, развитые по отношению к органам чувств, могут найти свое место в обобщенной эмбриональной схеме или архетипе черепа позвоночных, поскольку они встречаются очень часто на ранних этапах развития.

Придя к обобщенному эмбриональному типу черепа позвоночных, фундаментальными элементами которого являются три черепа позвоночных и их дуги, Райхерт переходит к обсуждению конкретных форм, при которых череп появляется у взрослых позвоночных. Он принимает закон генерала фон Бэра о том, что признаки больших групп проявляются раньше в эмбриогенезе, чем признаки меньших классификационных подразделений. "Когда мы наблюдаем новые и изначально отсутствующие зачатки на очень ранних эмбриональных стадиях, как, например, у слезных, есть вероятность, что они принадлежат к отличительному развитию одной из более крупных групп позвоночных. От них следует тщательно отличать такие

зачатки, которые возникают позже при окостенении, главным образом как *ossa intercalaria*, для придания большей прочности черепу ввиду большего развития мозга и т.д.; последние придают свой индивидуальный характер *меньшим* группам позвоночных и включают такие кости, как *сошник, червеобразные кости*, самые нижние носовые раковины и т.д." (стр. 63, 1838).

Он не принимал закон параллелизма Меккеля-Серреса. Он признавал большое сходство между несегментированным хрящевым черепом эласмобранчей и первичным черепом эмбрионов высших позвоночных, но он не думал, что череп эласмобранчей был просто неразвитой или эмбриональной стадией черепов высших форм. Скорее "кажутся ли нам *голоцефалы, плагиостоматы и циклостоматы* индивидуально дифференцированными на более низких стадиях развития, так что другие полностью дифференцированные позвоночные не могут быть легко отнесены непосредственно к их типу" (стр. 152, 1838). Череп этих низших рыб сам по себе является специализированным; это индивидуальная модификация простого типа черепа. И это справедливо в целом для черепов низших позвоночных — они представляют собой индивидуализированные образцы простого общего типа, а не просто неизменные эмбриональные стадии сильно дифференцированных черепов высших позвоночных (стр. 250, 1838). Таким образом, дифференциация внутри типа позвоночных не является однотипной, а происходит в нескольких направлениях. Райхерт описывает два вида модификаций типичного черепа — классовые модификации и функциональные модификации. Причины модификаций, характеризующих классификационные группы, неизвестны; модификации второго класса происходят в ответ на адаптационные требования.

Две статьи Райхерта имеют большое значение, и замечание Мюллера в его обзоре [209] из них в целом оправдана. "Эти достойные похвалы исследования дают из области эмбриологии новые и желанные основы для сравнительной анатомии" (стр. clxxxvii.).

Однако развитие черепа было более тщательно разработано Ратке и с меньшим теоретическим уклоном в его классической работе о гадюке. [210] Эти мемуары Ратке являются исчерпывающими и посвящены развитию всех основных систем органов, но особенно скелета и сосудов. Он в общих чертах подтвердил рассказ Райхерта о метаморфозах первых двух висцеральных дуг, описав, как зародыш скелета первой дуги выглядит как раздвоенный отросток основания черепа, верхний зубец развивается в небный и крыловидный, нижний образует хрящ Меккеля, в то время как квадратный развивается из угла развилки. Собственно кость верхней челюсти (верхнечелюстная) развивается снаружи и отделяется от небно-крыловидной перекладины. Хрящевой стержень, поддерживающий вторую висцеральную дугу, делится на три части с каждой стороны, из которых две нижние образуют подъязычную кость, самая верхняя - колумеллу. Как и Райхерт, он считал висцеральные дуги частями висцеральных пластинок, содержащими, однако, элементы всех трех зародышевых слоев - серозного, слизистого и сосудистого.

Первая жаберная щель, или, как здесь предпочитает называть ее Ратке, глоточная щель, полностью закрывается у змей и уроделей. Он образует евстахиеву трубу у всех других четвероногих. Что касается позвоночных, Ратке описывает их как образованные в оболочке хорды из парных зачатков, каждый из которых посылает две ветви вверх и две ветви вниз. Две внутренние пары отростков срастаются вокруг хорды и позже образуют центр; верхняя внешняя пара соединяется над позвоночным столбом; нижняя внешняя пара образует ребра. Зубовидный отросток осевого позвонка является центром атланта (стр. 120). Формирование

зачатков позвонков начинается сразу за ушным лабиринтом, но перед ним хорда-оболочка дает начало плоской перепончатой пластинке, которая впоследствии становится хрящевой. Эта пластинка простирается вперед под третьим мозговым пузырьком до инфундибулума. Хорда заканчивается в этой пластинке, которая является *основанием черепа*, как раз на уровне ушного лабиринта. Ни у одного позвоночного хорда не простирается дальше вперед (стр. 122). От *основания черепа* отходят три трабекулы. Средняя маленькая и торчит за воронкой; она отсутствует у рыб и земноводных и вскоре исчезает в процессе развития высших форм. Боковые трабекулы представляют собой длинные полосы, которые изгибаются вокруг глазницы и доходят почти до переднего конца головки. Вместе они имеют лирообразную форму. Основание черепа и трабекулы образуются, как и у позвоночных, во влагалище хорды, и единственными различиями между ними на ранней стадии их развития является то, что формирующая масса основания черепа намного больше, чем у позвоночных, и что основание черепа посредством своих отростков, трабекул, достигает значительно передней части хорды (стр. 36). Капсула ушного лабиринта развивается совершенно независимо от основания черепа и хорды. При первом появлении он напоминает по форме, положению, составу и соединениям ушную капсулу цикlostомов, а также ушные капсулы всех эмбриональных позвоночных (стр. 39). В нем ясно проявляется эмбриональный архетип... "как мы можем предположить, существует один-единственный и оригинальный план формирования, на котором построен лабиринт позвоночных в целом" (стр. 40). Когда наступает окостенение, ушная капсула образует три кости, две из которых срастаются с надзатылочной и экзокципитальной.

Во время формирования ушной капсулы основание черепа развивается из пластинки в углубление, поскольку в его задней части боковые части вырастают, образуя боковые стенки мозга, точно так же, как отростки зачатков позвонков вырастают, чтобы окружить позвоночный столб (стр. 122, 192). Основание черепа теперь завершено, и постепенно наступает окостенение.

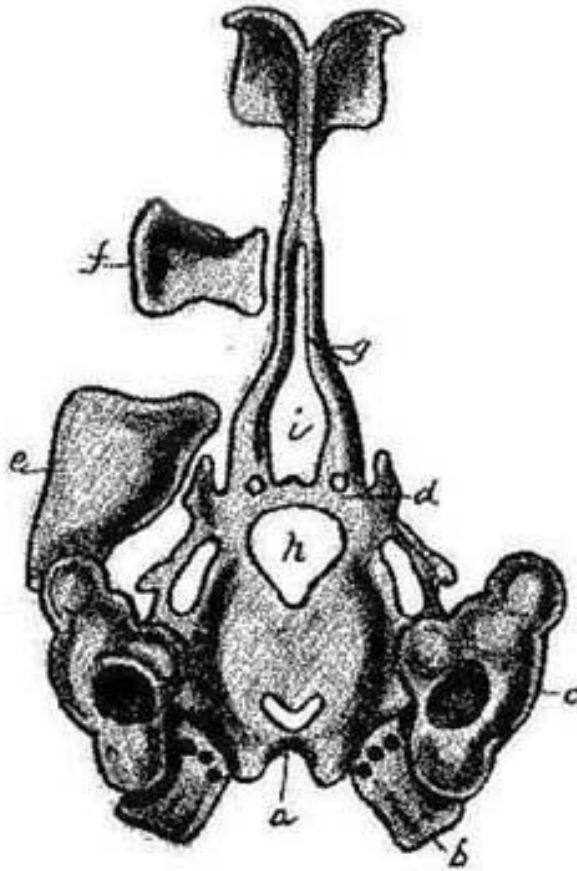


Рис. 11. Эмбриональный череп гадюки. Вентральный аспект. (По Ратке.)

- | | | |
|-----------------------|----------------------|-------------------------------|
| a. Базиокципитальный. | d. Базисфеноидный. | g. Трабекулы. |
| b. Экзокципитальный. | c. Алисфеноидный. | h. Отверстие. |
| e. Ушная капсула. | f. Орбитосфеноидный. | i. Гипофизарное пространство. |

Базиокципитальная кость формируется в задней части *основания черепа*, а экзокципитальные отростки - в боковых стенках впадины, продолжая основание базиокципитальной кости (см. [рис. 11](#)). Надзатылочная кость образуется в хряще над экзокципиталами. Базисфеноидит развивается, как и базиокципитальный, в плоском *основании черепа*, но по направлению к его переднему краю, между большим затылочным отверстием (*h*) и гипофизарной щелью (*i*). Она образована из двух центров, каждый из которых изначально представляет собой кольцо вокруг каротидного отверстия. Пресфеноид развивается изолированно между латеральными трабекулами, сразу за точкой, где они сливаются. Боковые части базисфеноида и пресфеноида (образующие алисфеноиды и орбитосфеноиды соответственно) развиваются в хряще отдельно от основания черепа, а не как экзокципиталы в непрерывности с ним. Задние части трабекул окружены двумя отростками базисфеноида; их передние части остаются в рудиментарном и хрящевом состоянии рядом с пресфеноидом. Лобные и теменные кости демонстрируют особый способ происхождения у гадюки, отличный от их происхождения у других позвоночных. Лобные кости развиваются непрерывно с орбитосфеноидами, теменные - непрерывно с алисфеноидами

и, таким образом, имеют большое сходство с позвоночными нервными дугами, которые окружают позвоночный столб (стр. 195).

Благодаря работе Ратке впервые был раскрыт реальный эмбриональный архетип черепа позвоночных. Ратке обсуждал этот архетип и его связь с позвоночной теорией черепа в другой статье того же года (1839), но прежде чем перейти к этой статье, мы процитируем из статьи о гадюке следующий отрывок, примечательный тем, как ясно выражена идея эмбриологического архетипа. "Какие бы различия ни проявлялись в развитии позвоночных, для различных классов и отрядов все же существует общезначимая идея (план, схема или тип), управляющая первым образованием их отдельных частей. Эта идея должна быть сначала проработана, хотя, возможно, и с изменениями, прежде чем смогут найти применение более специальные идеи. Результатом последнего процесса, однако, является то, что то, что было сформировано первой идеей, не столько скрыто, сколько частично или полностью уничтожено" (стр. 135).

Общая статья Ратке о развитии черепа у позвоночных [211] рассматривает вопрос на более широкой сравнительной основе, чем его статья о гадюке, и учитывает все классы позвоночных, насколько их развитие было тогда известно. Здесь он высказывает интересное предположение, позже полностью подтвержденное, что *основание черепа*, или базилярная пластинка, сначала закладывается в виде двух полос, по одной с каждой стороны хорды — структур, ныне известных как парахордалы (стр. 6, 27). В пользу этого предположения, по его мнению, говорит строение черепа у *Ammocoetes*, которые в этом отношении являются простейшими из всех позвоночных (стр. 6, 22). У *Ammocoetes*, как показал Йоханнес Мюллер, основание черепа образовано двумя длинными хрящевыми стержнями, между задними частями которых заканчивается хорда. В них Ратке был склонен видеть гомологи своих трабекул и парахордалий, которые он был готов предположить на основании своих эмбриологических наблюдений.

Мюллер, конечно, был очень готов согласиться с мнениями Ратке по этому вопросу, поскольку считал, что они подтверждают его собственную теорию о позвоночной природе черепа. После описания в своем *Справочнике по физиологии* хрящевых полосок у *Ammocoetes* и их высокодифференцированных гомологов у миксиноидов, в более поздних изданиях он пишет: "Следовательно, мы видим, что в черепе, как и в позвоночнике, сначала по бокам от спинной хорды развиваются два симметричных элемента, которые впоследствии сливаются и могут полностью охватывать хорду. Ратке недавно наблюдал у эмбрионов змей и других животных до формирования собственно черепных позвонков две симметричные полосы хряща, подобные тем, которые я обнаружил как устойчивую структуру у *Ammocoetes*.... В более поздний период *основание черепа* позвоночных животных содержит три части, аналогичные телам позвоночных, самая передняя из которых у большинства животных обычно невелика, и ее развитие часто прерывисто, в то время как у человека и млекопитающих животных эти три части очень различны. Эти части развиваются путем образования трех различных точек окостенения, расположенных одна за другой, в базилярном хряще". [212]

Ратке очень осторожно относился к принятию позвоночной теории черепа; он видел, что факты развития не совсем благоприятствуют этой теории, и он выразил свою приверженность со многими оговорками. Его общее отношение можно резюмировать следующим образом. [213]

Оболочка хорды является общей матрицей позвоночных и значительной части черепа. Базилярная пластинка и трабекулы, которые развиваются из оболочки хорды, дают начало трем костям, которые, возможно, можно считать эквивалентными центру позвонка —

базиокипитальной, базисфеноидной и *Рихбейна* (решетчатой). *Рихбейн* развивается из сросшихся концов трабекул. Пресфеноид также можно рассматривать как тело позвонка, но он развивается независимо от базилярной пластинки и трабекул.

Из этих костей бази-затылочная во всех отношениях эквивалентна центру позвонка, поскольку она развивается в базилярной пластинке вокруг хорды. С экзокципиталами, которые возникают точно так же, как нервные дуги, он образует настоящий позвонок. Надзатылочная кость - это добавочная кость, развитая по отношению к более крупному мозгу. Базисфеноид появляется в базилярной пластинке, но перед хордой, и не возникает точно так же, как в центре позвонка. Базисфеноид с алисфеноидами, которые независимо развиваются в боковых стенках мозга, тем не менее, все еще могут рассматриваться как образующие позвонок, хотя сходство не так велико, как в случае с затылочным кольцом. Пресфеноид, будучи длинным и заостренным, очень не похож на тело позвонка. Орбитосфеноиды развиваются отдельно от него. Решетка также отличается от позвонка, поскольку она окружает не всю нервную ось, как это делают два задних "позвоночных", а только два ее продолжения, обонятельные доли. В своем развитии и окончательной форме он не имеет особого сходства с позвонком. Его тело, *pars perpendicularis* (мезетмоидная кость), не имеет сходства с центром позвонка. Завершающими тремя задними черепными "позвонками" и кровлей в головном мозге являются надзатылочная, теменная и лобная кости. Предчелюстные, сошниковые и носовые кости не относятся к черепной системе; они покрывают кости, соединенные решетчатой костью. Точно так же ушная капсула не является частью черепа позвоночных, ее скорее следует сравнить с внутренними костями в позвоночном столбе некоторых рыб. Подводя итог относительно черепных позвонков, Ратке пишет: "Мы обнаруживаем, что четыре различные группы костей, состоящие из бази-затылочной с ее вставками (надзатылочная кость), базисфеноида с его вставками (теменные кости), пресфеноида с его вставками (лобные кости) и решетчатой кости с ее выростами (носовые раковины и решетчатая пластинка), если расположить их по порядку сзади вперед, демонстрируют возрастающее отклонение от плана, согласно которому позвоночные в общепринятом понимании развиваются так, что основание затылка демонстрирует наибольшее сходство с позвонком, решетчатая кость - наименьшее" (стр. 30).

В посмертном томе, опубликованном в 1861 году, высказывается то же мнение. "В голове также, - пишет он, - можно распознать некоторых позвоночных, хотя и в более или менее измененной форме. Тем не менее, можно предположить самое большее только четыре черепных позвонка, и они отличаются от обычных хорошо развитых позвоночных по своему способу формирования тем больше, чем дальше они выступают вперед". [214]

Ратке был способным и осторожным критиком позвоночной теории черепа, но в основном он принимал ее. Фактическая атака на теорию на эмбриологических основаниях была начата К. Фогтом в его работе о развитии *Coregonus*, [215] и в его статье о развитии *Alytes*. [216] Он описал для *Coregonus* происхождение черепа, в основном аналогичное тому, которое Ратке установил для гадюки. Имелась "затылочная пластинка", в которую был встроен передний конец хорды; хорда заканчивалась на уровне лабиринта; имелись две боковые полосы, сопоставимые с латеральными трабекулами Ратке; также была сформирована "лицевая пластинка", которая, по-видимому, в целом эквивалентна пластинке, образованной сросшимися передними концами трабекул. Немного позже череп сформировал полноценную хрящевую коробку, окружающую мозг, очень похожую на череп взрослой акулы.

В своей критике позвоночной теории черепа Фогт начал с определения позвонка как кольца, образованного вокруг хорды. Теперь, поскольку вокруг хорды фактически сформирован только затылочный сегмент черепа, части черепа, лежащие перед ним, сами по себе не могут быть позвоночными, хотя их можно рассматривать как продолжения затылочного или затылочного позвонка. "Мы должны рассматривать затылочную пластинку как настоящий позвонок, измененный, это правда, при его формировании и развитии в соответствии с его особыми функциями. Теперь, поскольку хорда заканчивается затылочной пластинкой, мы больше не можем считать позвоночными части черепа, которые лежат за ее пределами, такие как боковые отростки черепа и лицевая пластинка, поскольку они не имеют никакого отношения к хорде" (стр. 123).

В подтверждение этой точки зрения он привел тот факт, что позвоночные отделы (примитивные позвоночные), видимые в туловище, не простираются в голову. Он использовал точно такие же аргументы в своей статье о *алимах*, чтобы разрушить позвоночную теорию черепа. Мы цитируем следующий отрывок, переведенный Хаксли (1864, стр. 295) из этой статьи. "Таким образом, я окончательно убедился в том, что затылочный позвонок действительно является настоящим позвонком, но что все, что находится перед ним, вообще не похоже на позвоночный тип, и что попытки интерпретировать это таким образом тщетны; что, следовательно, если исключить тот позвонок (затылочный), который заканчивается позвоночным столбом кпереди, черепных позвонков вообще не существует".

Л. Агассис, сам ученик Деллингера, в общей части (1844) своих *Исследований ископаемых Пуассона* (Невшатель, 1833-43) повторяет в основном критику теории позвонков своего ученика Фогта (т. i, стр. 125-9).

Мюллер не рассматривал эти аргументы Фогта и Агассиса как опровергающие теорию, [217], которая прочно держалась даже среди эмбриологов. Райхерт по-прежнему поддерживал его, и Келлиker в 1849 году показал, что убежден в его общей обоснованности.

Полезный шаг в анализе понятия "позвонки" был сделан Ремаком, [218] который показал, насколько сложным делом на самом деле является формирование позвоночных, включающее полную ресегментацию (*Neugliederung*) позвоночного столба, в результате чего исходные тела позвонков были заменены вторичными окончательными телами (с. 143). Ремак показал, как он и думал, что протовертебральная сегментация дорсальных мышечных пластинок не распространяется на голову, и он опроверг утверждение Райхерта (1837) о том, что основание черепа у млекопитающих имеет поперечные борозды, ограничивающие три черепных позвонка (стр. 36). Он считал, что жаберные щели никак не могут рассматриваться как обозначающие границы головы позвоночных.

В 1858 году появилась хорошо известная лекция Хаксли Крониана "О теории черепа позвоночных", [219] в которой он с большой ясностью и силой изложил аргументы в пользу эмбриологического метода определения гомологий и энергично раскритиковал позвоночную теорию черепа. К этому времени два конкурирующих метода в морфологии стали четко дифференцированными, и Хаксли смог противопоставить их или, по крайней мере, показать, насколько необходим новый эмбриологический метод как корректирующий и дополняющий старый анатомический, или, как он это называет, "градационный" метод. Применительно к "Теории черепа" метод градации состоит в сравнении частей черепа и позвоночного столба взрослых животных с точки зрения их формы и соединений. "Используя другой метод,

исследователь прослеживает заднюю часть черепа и позвоночного столба до их самых ранних эмбриональных состояний и определяет идентичность частей по их соотношению в развитии" (стр. 541). Этот второй метод является окончательным. "Изучение градаций строения, представленных рядом живых существ, может иметь первостепенную ценность для предположения о гомологии, но только изучение развития может окончательно продемонстрировать их" (стр. 541). В качестве примера полезности и, по сути, необходимости применения эмбриологического метода Хаксли приводит случай с квадратной костью у птиц. Анатомы обычно рассматривали эту кость как эквивалент барабанной перепонки млекопитающих из-за ее связи с барабанной полостью; но Райхерт показал (1837), что один и тот же сегмент первой висцеральной дуги развился в наковальню у млекопитающих и в четырехглавую кость у птиц, и что, следовательно, четырехглавая кость гомологична наковальне. Аналогичным образом, с точки зрения развития, молоток млекопитающих является гомологом суставного аппарата птиц, поскольку оба они развились из части хряща Меккеля, идентичного по форме и соединениям в двух группах. Гомология костей, соединенных с челюстями у костистых рыб, долгое время была предметом споров среди специалистов по сравнительной анатомии; Хаксли показывает из своих личных наблюдений, как развитие висцеральных дуг проливает свет на эти трудности. Дуга нижней челюсти у развивающихся рыб имеет резкий угол наклона, как у эмбриона четвероногих; ее верхний зубец окостеневает в небную и крыловидную кости; под этим углом образуется четырехугольник (скуловая кость, Кювье), а к четырехугольнику сочленяется нижняя челюсть, которая окостеневает вокруг нижнего зубца или хряща Меккеля. Схема развития челюстей у рыб, соответственно, аналогична той, что есть у других позвоночных, и это сходство развития позволяет Хаксли распознать, каковы истинные гомологи четырехгранной, небной и крыловидной костей у взрослых костистых рыб, и доказать, что симплектическая и метаптеригоидная (тимпанальная, Кювье) кости, характерные для рыб. У развивающихся амфибий Хаксли обнаружил подвеску подъязычной и нижнечелюстной дуг, сходную с подъязычно-нижнечелюстной у рыб.

Решая свою главную проблему единства плана черепа позвоночных, Хаксли путем тщательного обсуждения анатомических соотношений главных костей на типичных примерах всех классов позвоночных показывает, что в целом существует единство плана в отношении костистого черепа. Это единство состава может быть установлено методом градации путем рассмотрения связей костей черепа друг с другом, их отношения к частям головного мозга и отверстиям главных черепных нервов. Однако помощь эмбриологического метода необходима для определения многих моментов, касающихся развития костей по отношению к висцеральным дугам. Но необходимо сделать еще один шаг. - Признаю ... что общее единство плана пронизывает организацию окостеневшего черепа, важным фактом остается то, что многие позвоночные животные — фактически все те рыбы, которые известны как *Elasmobranchii*, *Marsipobranchii*, *Pharyngobranchii* и *Dipnoi* - вообще не имеют костного черепа, по крайней мере, в том смысле, в каком эти слова использовались до сих пор" (стр. 571). Перепончатый или хрящевой череп этих рыб демонстрирует общее сходство по своим основным признакам с окостеневшим черепом других позвоночных; например, отношения уха к блуждающему и тройничному нервам одинаковы у обоих; основные области хрящевого черепа могут быть гомологичны определенным костям или группам костей в костном черепе; но встречаются расхождения. Мы должны снова обратиться к развитию, чтобы обнаружить истинную связь хрящевой ткани с окостеневшим черепом. "Изучение развития окостеневшего черепа позвоночных ... удовлетворительно доказывает, что взрослые черепа низших позвоночных

являются всего лишь особым развитием [220] условий, через которые проходят эмбриональные черепа высших представителей подцарства" (стр. 573). Именно с эмбриональным черепом высших позвоночных следует сравнивать череп взрослого человека низших рыб, и сравнение покажет существенное, хотя и не полное соответствие между ними. Так, говоря о развитии черепа лягушки, Хаксли пишет: "Если, принимая во внимание изменения, которым подвергается небо—суспензорный аппарат, ... мы теперь сравним стадии развития черепа лягушки с постоянными состояниями черепа у *Amphioxus*, миноги и акулы, мы обнаружим модель и тип последнего у первых. Череп *амфиокса* представляет собой модификацию того плана, который демонстрирует череп лягушки, когда его стенки еще покрыты перепонками, а хорда еще не встроена в хрящ. Череп миноги легко сводится к тому же плану строения, что и у головостика, когда его жабры еще находятся снаружи, а кровь бесцветна. И, наконец, череп акулы сразу становится понятным, когда мы изучаем череп у более продвинутых личинок или его хрящевую основу у взрослой лягушки" (стр. 577). Таким образом, развитие доказывает то, что сравнительная анатомия могла только предвещать, — единство плана черепов всех позвоночных, как окостеневших, так и не окостеневших. "Таким образом, мы пришли к теории или общему выражению законов строения черепа. Все черепа позвоночных изначально одинаковы; у всех (кроме *Amphioxus*?) основание примитивного черепа подвергается мезоцефальному изгибу, за которым заканчивается хорда, в то время как непосредственно перед нейразвит гипофиз; [221] в целом, хрящевой череп имеет в основном одинаковую структуру —а базальная пластинка, охватывающая конец хорды и выпускающая три отростка, из которых один короткий и срединный, в то время как два других, латеральные трабекулы, проходят по обе стороны пространства, на котором покоится гипофиз, и соединяются перед ним; в целом, дуга нижней челюсти в основном прикреплена позади уровня гипофизарного пространства, а слуховые капсулы окружены хрящевой массой, непрерывной с базальной пластинкой между ними. Степень дальнейшего развития, которой может достичь первичный череп, варьируется, и в нем вообще может не происходить никаких отчетливых окостенений; но когда такое окостенение действительно происходит, те же кости развиваются в сходных соотношениях с примитивным хрящевым черепом" (стр. 578).

Одним словом, существует общий план, или изначальный тип, который наиболее отчетливо проявляется у высших форм в их самом раннем развитии — следовательно, эмбриологический архетип.

Теперь Хаксли переходит к рассмотрению связи этого общего плана или типа черепа со структурой и развитием позвоночного столба. Демонстрирует ли череп в процессе своего развития какие-либо признаки состава из нескольких позвоночных? Позвоночный столб развивается как сегментированная структура вокруг хорды; череп сначала развивается как несегментированная пластинка, выходящая далеко за пределы хорды. Отростки этой базилярной пластинки, трабекулы, совершенно не похожи ни на что в позвоночном столбе. Это правда, что когда начинается процесс окостенения, отдельные кости дифференцируются в базилярной пластинке одна перед другой, создавая видимость сегментации. Самая задняя из этих костей, базиокипитальная, окостеневаеt вокруг хорды, совсем как центр позвонка, а ее боковые части, образующие затылочную дугу, развиваются "отдаленно подобным" образом с нервными дугами позвоночных. Однако следующая кость, базисфеноидная, развивается перед хордой и имеет очень мало сходства с телом позвонка. Аналогия становится еще более притянутой за уши, когда применяется к осевым костям перед базисфеноидом. Череп действительно мог быть разделен при окостенении на ряд сегментов, имеющих более или

менее отдаленную аналогию с позвоночными. "В процессе окостенения существует определенная аналогия между позвоночным столбом и черепом, но эта аналогия становится все слабее и слабее по мере продвижения к переднему концу черепа" (стр. 585). Лучший способ изложить факты - сказать, что и череп, и позвоночный столб начинают свое развитие с одной и той же точки, но сразу же начинают расходиться. Четкие признаки сегментации, которые, несомненно, обнаруживаются у полностью окостеневших черепов взрослых, являются, следовательно, вторичными, и теория позвоночного строения черепа, которая первоначально основывалась на появлении таких полностью окостеневших черепов, в целом опровергается эмбриологией.

Теперь нам придется вернуться на несколько лет назад, чтобы продолжить другое направление открытий, имевших важное значение для теории черепа позвоночных, — установление различия между мембранами и хрящевыми костями.

Еще в 1731 году Р. Несбитт, [222] в двух лекциях, прочитанных в Королевском колледже хирургов, продемонстрировал, что в человеческом плоде некоторые кости образовались не из хряща, а непосредственно из волокнистой ткани, и это наблюдение было подтверждено другими анатомами человека, в частности Шарпи, значительно позже. В 1822 году Арендт [223] обратила внимание на замечательное строение черепа щуки с его хрящевой мозговой коробкой, усеянной повсюду костными бляшками, расположение, которое уже привлекло интерес Кювье и Меккеля. К. Э. фон Бэр [224] в 1826 году довольно подробно обсудил соотношение между костным и хрящевым черепом у рыб, особенно применительно к осетровым, придя к следующему справедливому выводу: "Если мы рассмотрим волокнистый скелет *Ammocoetes* как первую основу скелета позвоночных, мы можем сформировать серию среди хрящевых рыб, согласно которой хрящевой скелет является основой скелета позвоночных". скелет все больше и больше проникает в эту волокнистую основу. Точно так же процесс окостенения вытесняет хрящевой скелет. Пока окостенения находятся в коже, как у осетра, они образуют роговые кости (*Hornknochen*), но когда они находятся под кожей, они образуют настоящие кости, например, кости черепа у щуки" (стр. 374).

Эмбриологи вскоре осознают, что аналогичное различие между примитивным хрящевым основанием и вторичным вышележащим окостенением черепа проявилось в развитии всех позвоночных. Дюге в своих *Исследованиях по остеологии и миологии животных* (1834) проводил различие между такими костями, которые образуются в результате прямого окостенения хрящевой основы черепа, и такими, которые развиваются в периостальной волокнистой ткани.

Райхерт в 1838 году [225] отметил, что некоторые кости черепа у амфибий формируются без посредничества хряща, такие как носовые, верхнечелюстные и слезные. Точно так же, лобные и теменные кости костистых костей развивались независимо от хрящевого черепа и принадлежали к скелетной системе кожи, а не к истинному осевому скелету позвонков (стр. 215-6). Еще более интересным было его открытие, впоследствии подтвержденное Хертвигом, [226] что у тритона несколько костей, соединенных с небом, образовались в слизистой оболочке рта в результате слияния ряда маленьких конических зубов (стр. 97). Некоторые из этих костей он считал заменителями, а не эквивалентами небной и крыловидной костей других позвоночных, которые образуются из верхней части первой висцеральной дуги, части, отсутствующей у тритона (стр. 100). Из-за разницы в развитии он не стал бы гомологизировать

эти кости у тритона небным и крыловидным костям других позвоночных. Он также признал, что кость, известная сейчас как парасфеноид, развилась у лягушки в слизистой оболочке рта и первоначально не имела связи с основанием черепа (стр. 34). Ратке в 1839 году также допускал различие между хрящом и костной оболочкой, но не придавал этому значения (*Entw. d. Natter.*, стр. 197).

Якобсон в 1842 году [227] ввел полезный термин "первичный череп" для обозначения примитивного хрящевого основания черепа и провел четкое различие между хрящевыми костями и мембранными костями.

В своих *Исследованиях окаменелостей Пуассона*, [228] Л. Агассис использовал работу Фогта по развитию *Coregonus*, чтобы установить классификацию костей черепа у рыб, классификацию, достоинством которой было проведение четкого различия между хрящевой основой и "защитными пластинками" черепа. рыбий череп. Он понял, что защитные пластины развивались иначе, чем другие кости черепа. "Мы должны различать, - пишет он, - два вида окостенения; один, который имеет тенденцию превращать примитивные части эмбрионального черепа непосредственно в кость, и другой, который приводит к отложению защитных пластинок вокруг этого ядра, которые развиваются не только на верхней поверхности, как предполагалось до сих пор, но также на боковых стенках и на нижней поверхности черепа" (стр. 112). В черепе всех рыб есть три элемента — (1) хрящевая основа, включающая затылочную пластинку, трабекулы и лицевую пластинку вместе со слуховыми капсулами; (2) хрящевая оболочка головного мозга; (3) костные защитные пластинки (отсутствуют у эласмобранчей). Кости, развитые по отношению к этим элементам черепа, могут быть классифицированы следующим образом: —(1) базиокипитальные, экзокипитальные (околоокипитальные?), супраокипитальные и "каменистые" (*roche*), развившиеся из затылочной пластинки; али- и орбито-клиновидные отростки развились из трабекул; "решетчатая кость черепа" [229] развились из лицевой пластинки; (2) теменные, лобные и носовые кости образовались из "верхней" защитной пластинки; "передняя" и "задняя" лобные кости и височная - из "боковых" пластинок; тело клиновидной кости и сошник - из "нижних" пластинок. Другой элемент, хрящевая мозговая коробка, не окостеневает и имеет тенденцию к рассасыванию (стр. 124).

В 1849 году Келлиker опубликовал статью [230], посвященную морфологическому значению различия между мембранами и хрящевыми костями, а в 1850 году [231] он защищал свои взгляды против критики Райхерта [232] в дополнительной заметке, озаглавленной "*Теория первичных процессов*". Удобно рассматривать эти статьи вместе. Келлиker утверждал, что между двумя категориями костей существует (1) гистологическое и (2) морфологическое различие. Гистологическое развитие этих двух видов было различным, но этого различия было недостаточно для установления морфологического различия между ними, различия в их анатомическом *происхождении*. Истинным морфологическим различием между ними было их развитие в разных слоях, образующих скелет. Мембранные кости развились в волокнистой ткани, лежащей между кожей и глубоким слоем, который сформировал первичный череп, и именно это образование в отдельном слое придало им морфологическое значение, отличное от костей, сформированных непосредственно в глубоком слое. Таким образом, Келлиker проводил различие между костями, сформированными в первичном хряще черепа, с одной стороны, и поверхностными окостенениями в волокнистой ткани, с другой стороны. Хрящевой череп, по мнению Келликера, сформировался по позвоночному типу, а перепончатые кости были вспомогательными. Таково, по крайней мере, было его мнение в 1849 году. В 1850 году, после

того как Станниус показал, что мембранные кости являются неотъемлемой частью позвоночных у некоторых рыб, он изменил свой взгляд на мембранные кости и признал их, по крайней мере в некоторых случаях, составляющими черепно-мозговые позвонки.

На этом морфологическом различии мембранных и хрящевых костей должна была основываться будущая сравнительная остеология:—

"Моя единственная цель - еще раз сформулировать принцип, на котором должна основываться и расширяться сравнительная остеология, и он заключается в том, что первое место должно быть отведено анатомическим соображениям, и среди них способу происхождения целой кости по отношению к слоям, образующим скелет" (1850, с. 290).

Гомологии, установленные этим новым принципом, могут противоречить гомологиям, указанным в исследовании строения взрослого человека. "Так, например, хотя нижняя челюсть по положению, функции, форме и очертаниям кажется повсюду одной и той же костью, все же следует признать, что она демонстрирует разницу в разных классах. У млекопитающих и человека это полностью вторичная кость (конечность, согласно Райхерту), у птиц, земноводных и рыб - лишь частично, поскольку ее суставная часть принадлежит меккелеву хрящу и, соответственно, аналогична ребру; действительно, у плагиостомов и т. Д. Вся нижняя челюсть вместе с суставной частью представляет собой стойкий меккелев хрящ" (стр. 290, 1850).

Точно так же надзатылочная кость у человека не может быть полностью гомологична надзатылочной кости многих млекопитающих, поскольку ее верхняя половина возникает сначала изолированно как вторичная кость (стр. 290).

Райхерт возражал против различия, проведенного Келликером, и отрицал наличие гистологической или морфологической разницы между мембранами и хрящевыми костями. Несколькими годами позже Х. Мюллером было показано [233], что на самом деле не было существенной разницы в гистологическом развитии между двумя категориями костей, что клетки хряща были заменены костными клетками, идентичными тем, которые принимают участие в формировании мембранных костей. Однако морфологическое различие продолжало признаваться, особенно эмбриологами. Ратке в своем томе 1861 года [234] классифицировал кости черепа в соответствии с их происхождением из первичного черепа или из вышележащего волокнистого слоя, выделяя в качестве мембранных костей теменные, лобные, носовые, слезные, верхнечелюстные и премаксиллярные кости, скуловые кости, барабанные перепонки, части "височной кости"., "сошник, часть надзатылочных костей у некоторых млекопитающих и нижней челюсти (за исключением суставной у тех, у кого кость квадратная). Хаксли также был склонен в 1864 году [235] признать различие, но он пишет с некоторой сдержанностью: "Существует ли четкая демаркационная линия между мембранными костями и хрящевыми костями? Всегда ли определенные кости развиваются в основном из хряща, в то время как некоторые другие так же постоянно возникают из мембраны? И далее, если мембранная кость находится в положении, обычно занимаемом хрящевой костью, следует ли рассматривать ее просто как аналог, а не как гомолог последней?" (стр. 296).

Здесь мы можем отметить, что многие сравнительные анатомы того периода были вполне готовы ответить на последний вопрос Хаксли в некотором смысле, благоприятном для более старого, чисто анатомического взгляда на гомологию. Оуэн, например, считал, что разница в развитии не нарушает гомологий, установленных формой и связями. "Части гомологичны, - пишет он, - в

том смысле, в котором этот термин используется в этой работе, но они не всегда одинаково развиты: так, "pars occipitalis stricte dicta" и т.д. Из Соммеринга является особым гомологом надзатылочной кости трески, хотя она развилась из ранее существовавшего хряща у рыбы и из апоневротической мембраны у человека". [236] Аналогичным образом он указал на различия в развитии позвоночного центра у разных классов позвоночных как доказательство того, что на развитие не всегда можно полагаться при определении гомологии (стр. 89). Но он не мог отрицать, что архетип лучше проявляется в эмбрионе, чем во взрослом человеке (*выше*, стр. 108).

Дж. В. Карус [237] также твердо отстаивал старый метод определения гомологий путем сравнения строения взрослых особей. "Мы можем считать гомологичными, - пишет он, - только те части, которые у полностью сформировавшегося животного занимают сходное положение и демонстрируют одинаковые топографические отношения к соседним частям" (стр. 389). Части, гомологичные в этом смысле, могли развиваться по-разному, но такому обстоятельству не следовало придавать большого значения. Мембранные и хрящевые кости развились практически одинаковым образом, из одного и того же скелетообразующего слоя, и их различию не придавалось никакого морфологического значения (стр. 227, 457). Эмбриология имела большое значение для определения гомологии, но представленные ею доказательства были вспомогательными, а не окончательными. Возможно, величайшая услуга, которую оказало изучение развития, заключалась в выявлении обобщенного типа путем сравнения самых ранних эмбрионов (стр. 389).

Теперь, благодаря нашему историческому изучению теории черепа, мы проследили постепенную эволюцию тенденции находить в развитии самый надежный ориентир для определения гомологий. Мы видели, как эмбриологический "тип" был заменен, полностью или частично, анатомическим "типом", полученным на основе изучения строения взрослого человека. Но мы имели дело только с модификацией, а не с трансформацией признанного анатомами критерия гомологии. Гомология по-прежнему определяется положением, связями, как у эмбриона, так и у взрослого человека. "Сходство развития" стало критерием гомологии в глазах эмбриолога, но "сходство развития" означает не идентичность гистологической дифференцировки, а сходство связей на протяжении всего процесса развития. Для целей морфологии развитие должно рассматриваться как упорядоченная последовательность сменяющих друг друга форм, а не по своей реальной природе как процесс, по существу непрерывный. Морфология должна заменить живую непрерывность кинематографической последовательностью этапов. Поскольку именно на самой ранней из этих стадий проявляются простейшие и наиболее обобщенные структурные отношения частей, именно на более ранних стадиях гомологии могут быть определены наиболее легко. Но эти гомологии по-прежнему определяются исключительно относительным положением и связями частей, точно так же, как гомологии определяются на последней из всех стадий развития - взрослом состоянии. И поскольку обобщенный тип проявляется наиболее четко на самых ранних стадиях и имеет тенденцию затемняться более поздней дифференциацией, гомологии, наблюдаемые в эмбриональной жизни, должны поддерживаться, даже если отношения во взрослой жизни, по-видимому, указывают на различные интерпретации.

[183] Смотрите рецензию Кювье, *Mém. Mus. Histoire, nat.*, iii., стр. 82-97, 1817.

- [184] *Примечание. Ученые-иностранцы*, vi. Выдержка из *Ann. Sci. nat.* (2) i. (Зоол.), стр. 366-72, 1834.
- [185] *Recherches sur la génération des Mammifères*, 1834. *Embryogénie comparée*, 1837.
- [186] "Кимен бей Саугтьерен", *Изида*, стр. 747-9, 1825.
- [187] "Кимен бей Фегельн", *Изида*, стр. 1100-1, 1825.
- [188] "Ueber die Kiemenbogen und Kiemengefäße beym bebrüteten Hühnchen," *Isis*, xx., pp. 401-3, 1827. (Прочитано в сентябре 1826 г. в *Журнале немецкого естествознания и авиации*, недавно основанном Океном).
- [189] *Изида*, стр. 160-4, Т. II., 1828.
- [190] "Ueber die Kiemen und Kiemengefäße in den Embryonen der Wirbelthiere," *Meckel's Archiv* for 1827, pp. 556-68. Также в *Ann. Sci. nat.*, xv., стр. 266-80, 280-4, 1828.
- [191] *Meckel's Archiv*, vi., стр. 1-47, 1832.
- [192] *Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung der Fluss-Krebses*, Leipzig, folio, 1829. Предварительное уведомление в *Isis*, стр. 1093-1100, 1825.
- [193] "Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung der Wasser-Assel.," *Abh. z. Bild. u. Entwick.-Gesch.*, i., pp. 1-20, 1832. Переведено в *Ann. Sci. nat.* (2), ii., (Зоол.), стр. 139-57, 1834.
- [194] Келликер, *Entwicklungsgeschichte*, 2-е изд., стр. 17, Лейпциг, 1879.
- [195] *Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und ... der Säugethiere und Vögel*, Berlin, 1835.
- [196] *Embryogénie comparée*, 1837; *Histoire générale du développement des corps organisés*, 1847-49.
- [197] *Entwicklungsgeschichte des Kaninchen-Eies*, Braunschweig, 1842; *Entwicklungsgeschichte des Hunde-Eies*, Braunschweig, 1845; *Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens*, Giessen, 1852; *Entwicklungsgeschichte des Rehes*, Giessen, 1854.
- [198] "Роль эмбриологии, как сказал мой великий учитель, заключается в формировании апелляционного суда по сравнительной анатомии, и именно от эмбриологии, которая в последние десятилетия предоставила такие яркие примеры решения неясных проблем, что мы должны ожидать определенного прояснения проблем, связанных с развитием головы". — Мюллер *Архив*, стр. 121, 1837.
- [199] *Анат.-филол. Unters. ü. d. Kiemenapparat u. d. Zungenbein*, Riga and Dorpat, 1832.
- [200] "Bildungs- und Entwicklungs-geschichte des *Blennius viviparus*," *Abhandl. z. Bild. u. Entwick.-Gesch. des Menschen u. der Thiere*, ii., pp. 1-68, Leipzig, 1833.
- [201] *Von den Ur-Theilen des Knochen und Schalen-Gerustes*, Leipzig, 1828.
- [202] *Кименаппарат*, стр. 107-118.

[203] *Анатомия миксиноидов*. Часть I. (Остеология и миология). (*Abh. königl. Akad. Buss. Berlin*, за 1834 г., стр. 65-340, 9 стр., 1836.) Также отдельно.

[204] "Ueber die Visceralbogen der Wirbelthiere in Allgemeinen und deren Metamorphosen bei den Vögeln und Säugethiere," *Müller's Archiv*, pp. 120-222, 1837.

[205] *Справочник д. меншл. Anatomie*, iv., p. 47.

[206] Это было показано Серресом (*Ann. Sci. nat.*, xi., стр. 54 f.n., 1827), который обнаружил у человеческого эмбриона длинный хрящевой фрагмент, простирающийся от ушных косточек до внутренней части нижней челюсти, и предположил, что это основа постоянной нижней челюсти.

[207] *Abhandl.*, i., стр. 102, 1832; ii., стр. 25, 1833. (БумагаБленниуса).

[208] *Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien*, Königsberg, quarto, 276 pp., 1838.

[209] *Müller's Archiv* за 1838 год. B

[210] *Entwicklungsgeschichte der Natter*, Königsberg, 1839.

[211] *Bemerkungen über die Entwicklung des Schädels der Wirbelthiere*, Königsberg, 1839.

[212] *Handbuch der Physiologie des Menschen*, Koblenz, 1835; Eng. trans. У. Бали, ii., стр. 1615, 1838.

[213] Для полного изложения выводов Ратке смотрите Перевод, приведенный Хаксли в *Лекциях по элементам сравнительной анатомии*, Лондон, 1864.

[214] *Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere*, стр.142, 1861.

[215] *Эмбриология сальмонов*. A separate volume of L. Agassiz's *Histoire naturelle des Poissons d'Eau douce de l'Europe centrale*, Neuchâtel, 1842.

[216] *Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Gebürtshelferkröte*, Solothurn, 1842.

[217] *Müller's Archiv* за 1843 год, стр. ccxlviii.

[218] *Untersuchtingen über die Entwicklung der Wirbelthiere*, Berlin, 1850-55.

[219] Доставлено 17 июня 1858 года. Перепечатано в *Научных мемуарах Т. Х. Хаксли*, под редакцией М. Фостера и Э. Рэя Ланкестера, том i, стр. 538-606 (1898).

[220] *Ср. Reichert, выше*, стр. 149.

[221] Происхождение гипофиза из неба было впервые описано Ратке (1839).

[222] *Остеогения человека, объясненная в двух лекциях*, Лондон, 1736.

[223] *Особенности строения костного мозга. Диссертация. Инаугурация*. Regiomonti, 1822.

- [224] "Ueber das äussere und innere Skelet," Meckel's *Archiv*, pp. 327-76, 1826.
- [225] *Вергл. Entwick. d. Kopfes d. nackten Amphibien* (p. 186).
- [226] *Арх. ф. микр. Анат.*, xi., Дополнение, 1874.
- [227] "Ом Изначальный-Череп", *Ферхандлингарский сканд. Naturf. Möle*, Stockholm, 1842.
- [228] Том I., Общая часть, изд. 1844.
- [229] *Энтосфеноид*, Оуэн.
- [230] *Цвайтер Берихт зоотом. Anstalt zu Würzburg*, 1849.
- [231] *Цайц. ф. вусс. Зоол.*, ii., стр. 281-91.
- [232] *Müller's Archiv* за 1849 год, стр. 443-515.
- [233] *Цайц. f. wiss Zool.*, ix., 1858.
- [234] *Entw. d. Wirbelthiere*, стр. 139-40, 1861.
- [235] *Лекции по элементам сравнительной анатомии*.
- [236] *Об архетипе скелета позвоночных*, стр. 5, 1848.
- [237] *Система тьеррианской морфологии*, Лейпциг, 1853.
-

ГЛАВА XI

КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ.

С основанием Шванном клеточной теории в 1839 году был сделан важный шаг в анализе степеней строения тела животных. Аристотель различал три - неорганизованный материал, сам состоящий из четырех первичных элементов, земли и воды, воздуха и огня, однородные части или ткани и разнородные части или органы, и эта концепция сохранялась с небольшими изменениями даже во времена Кювье и фон Бэра. Те из древних анатомов, которые размышляли об отношениях органических элементов друг к другу, находились во власти простой и глубокой классификации Аристотеля и предлагали схемы, которые отличались от его лишь деталями. Биша расширил и углубил концепцию ткани, но степень строения ниже этой была для него, как и для всех анатомов его времени, волокнистой или мясистой "целлюлозностью", действительно живой, но не демонстрирующей однородной и элементарной структуры. Заслугой Шванна было то, что он вставил между тканью и простым неорганизованным материалом новый элемент структуры - клетку. И так случилось, что за несколько лет до того, как Шванн опубликовал свою клеточную теорию, Дюжарден намекнул на другую степень строения, которая позже заняла свое место между клеткой и химическими элементами, - саркод, или протоплазму.

Как хорошо известно, понятие клетки впервые возникло в ботанике. Роберт Гук обнаружил клетки в пробке и сердцевине в 1667 году, за его открытием последовали Грю и Мальпиги в 1671 году и Левенгук в 1695 году. Но они не рассматривали клетку как живую, независимую структурную единицу. Их интересовала физиология растения в целом, то, как оно живет и питает само себя, и они изучали клетки и решетчатые трубки, древесные волокна и трахеи скорее с целью выяснить их функции и значение для жизни растения, чем для раскрытия мельчайших деталей их структуры. Такой же позиции придерживались те немногие ботаники, которые в 18 веке обращали хоть какое-то внимание на микроскопическую анатомию растений. Для С. Ф. Wolff, [238] образование клеток было результатом выделения капель сока в основном веществе растения, это вещество оставалось в виде клеточных стенок, когда формирование клеток было завершено - здесь нет представления о клетках как единицах структуры.

В начале 19 века интерес к анатомии растений несколько возродился, и большая работа была проделана Тревиранусом, Мирбелем, Молденхавером, Мейеном и фон Модем. [239] В результате их работы был установлен факт, что ткани растений состоят из элементов, которые, за немногими исключениями, могут быть сведены к одной простой фундаментальной форме — сферической замкнутой клетке. Таким образом, сосуды растений образуются в результате слияния клеток, волокна - в результате удлинения клеток, утолщения и ужесточения их стенок. В то время интерес был сосредоточен на клеточной стенке при почти полном пренебрежении клеточным содержимым; "созревший каркас" растительных клеток, по удачному выражению Сэча, был главным, почти единственным объектом изучения. И было вполне естественно, что сама архитектура растения монополизировала интерес, что состав тканей из клеток и соединение тканей друг с другом для формирования растения пробуждали и поддерживали любопытство исследователя; даже модификации самих клеточных стенок, их колец, спиральных утолщений и углублений предлагали увлекательную область для исследования.

Идея о том, что содержимое клеток может иметь характерную и индивидуальную структуру, едва осенила ботаников, когда Шлейден опубликовал свою знаменитую статью "*Принципы фитогенеза*". [240] Темой Шлейдена в этой статье является происхождение и развитие растительной клетки, тема, в то время очень неясная, несмотря на пионерскую работу Мирбея. Несколькими годами ранее Роберт Браун обратил внимание на наличие в эпидермальных клетках орхидей и других растений характерного пятна, которое он назвал ареолой, или ядром. [241] Шлейден увидел важность этого открытия, подтвердил постоянное присутствие ядра в молодых клетках и считал его элементарным органом клетки. Он назвал его цитобластом, потому что, по его мнению, из него образовалась клетка. Он был встроен в специфическое клейкое вещество, цитобластему, которая образовывала выстилку клеточной стенки целлюлозы. Внутри ядра часто находилось маленькое темное пятнышко или сфера - ядрышко. Ядро, считал Шлейден, возникло в виде крошечной гранулы в цитобластеме, которая постепенно увеличивалась в размерах, превращаясь сначала в ядрышко (*Kernchen*), а затем, в результате дальнейшего уплотнения вещества вокруг него, в ядро. Таким образом, в одной клетке может образоваться несколько ядер. Новые клетки берут свое начало непосредственно из выросшего ядра своеобразным способом, который Шлейден описывает следующим образом: "Как только цитобласты достигают своего полного размера, на их поверхности возникает нежный прозрачный пузырь; это молодая клетка, которая сначала принимает форму очень плоского сегмента сферы, плоская поверхность которого образована цитобластом, а выпуклая сторона - самой молодой клеткой, которая лежит на цитобласте, как часовое стекло на часах" (стр. 145). Молодые клетки увеличиваются в размерах и заполняют полость старой

клетки, которая со временем рассасывается. Развитие клеток всегда происходит внутри существующих клеток, и внутриматеринской клетки может образоваться одна или несколько новых клеток. Взгляды Шлейдена на образование клеток были почерпнуты из некоторых довольно несовершенных наблюдений за эмбриональным мешком и пыльцевой трубкой, но он распространил свою теорию на образование клеток в целом. Будучи неверной почти во всех отношениях, теория имела, по крайней мере, то достоинство, что привлекала внимание к действительно важным составляющим клетки, ядру и клеточной плазме. Шлейдену мы также обязаны представлением о клетке как о более или менее независимом живом единстве, жизнь которого не полностью отождествляется с жизнью растения в целом. "Каждая клетка, - пишет он, - ведет двойную жизнь; одна - совершенно независимую и самодостаточную, другая - зависимую, поскольку клетка стала неотъемлемой частью растения" (стр. 138).

До тех пор, пока определение растительной клетки включало в себя немногим больше, чем затвердевшую клеточную стенку, неудивительно, что "клетки" в этом смысле не были распознаны в тканях животных, за исключением нескольких исключительных случаев - как в "нотохорде" Йоханнеса Мюллера. [242] Тщательное наблюдение за тканями животных в некоторых случаях обнаруживало существование прерывистых структурных единиц, но до 1838 года они, как правило, не признавались аналогичными растительным клеткам. Фон Бер, например, заметил, что молодой куриный эмбрион состоял частично из белковой массы, а частично из *кюгельхена* или взвешенных в нем маленьких шариков (*Entwicklungsgeschichte*, i., стр. 19, 144). Поскольку такие *кюгельхены*, расположенные в ряд, образовывали хорду (i, стр. 145), представляется вероятным, что его *кюгельхены* на самом деле были клетками. Подобным образом А. де Катрефаж [243] в 1834 году А. де Катрефаж увидел и изобразил сегментные сферы в развивающейся яйцеклетке *Limnae*, но он назвал их глобулами и не признал их аналогии с клетками растений. Согласно Макендрику, [244] Фонтана, еще в 1781 году, [245] описал клетки с ядрами в различных тканях и использовал кислоты и щелочи для получения более четко обозначьте их структуру. Но только в 1836-7-8 годах было признано довольно широкое распространение клеток в тканях животных. Пионером в этом, по-видимому, был Пуркинье, который описал клетки хориоидального сплетения в 1836 году, [246] и сравнил клетки железы с клетками растений в 1837 году. [247] Генле в 1837 году [248] и 1838 [249] описал различные виды эпителиальной ткани, различая их по типу составляющих их клеток; он также обнаружил способ роста многослойного эпителия. Валентин [250], по-видимому, видел клетки в хряще и эпителии еще до Генле и наблюдал клетки в бластодерме цыпленка. В своем отчете о прогрессе анатомии за 1838 год Йоханнес Мюллер смог сослаться на довольно много работ, посвященных возникновению клеток в тканях животных. В дополнение к уже отмеченным, он упоминает работы Брешета и Глюге о клетках пуповины, Дюмортье о клетках печени моллюсков, Ремака и Пуркинье о нервных клетках, Донне о клетках конъюнктивы, роговицы и хрусталика. Он также сообщает, что Терпин сравнил эпителиальные клетки влагалища с клеточной тканью растений. Сам Мюллер не только распознал клеточную природу хорды, но и наблюдал клетки стекловидного тела, жировые и пигментные клетки и даже ядра клеток хряща. Из Шванна (1839) мы узнаем, что К. Х. Шульц проследил за кровяными тельцами до их первоначального состояния ядросодержащих клеток, и что Вернек распознал клетки в эмбриональном хрусталике. A preliminary notice of Schwann's own work appeared in 1838 (Froriep's *Notizen*, No. 91, 1838), the full memoir in 1839, under the title *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachstume der Tiere und Pflanzen*. [251]

Теодор Шванн был учеником Йоханнеса Мюллера, и мы знаем, что Мюллер проявлял большой интерес к новой гистологии. Вероятно, именно его влиянию мы обязаны блестящей работой Шванна над "клеткой", которая появилась сразу после того, как Шванн уехал из Берлина в Левен. Шванн сам был, как показали его более поздние работы, скорее физиологом, чем морфологом; он выполнил довольно фундаментальную работу по ферментам, открыв и выделив пепсин желудочного сока; он доказал, что дрожжи представляют собой не неорганический осадок, а массу живых клеток; он проводил эксперименты, направленные на то, чтобы показать, что самопроизвольного зарождения не происходит. Мы увидим в его трактовке клеточной теории четкие указания на его физиологический склад ума. Шванну было всего двадцать девять, когда появилась его главная работа, и эта книга явно написана молодым человеком. Она имеет четкую структуру, логическое завершение, которое энергия молодости придает выбранной работе. Таким образом, первая работа Ратке, *"Анатомо-философское исследование"* 1832 года, демонстрирует больше энергии и более аргументированную структуру, чем его более поздние статьи. Книга Шванна действительно является образцом построения и кумулятивной аргументации и уже по одной этой причине справедливо заслуживает звания классической.

Первый раздел его книги посвящен детальному изучению структуры и развития клеток хряща и хорды, а также сравнению их с растительными клетками. Он принимает отчет Шлейдена о происхождении и развитии ядер и клеток в качестве стандарта для сравнения; и он стремится показать, что ядро и ядрышко, клеточная стенка и клеточное содержимое демонстрируют те же отношения и ведут себя таким же образом в этих двух типах клеток животных, что и в клетках растений, изученных Шлейденом. Типы клеток, которые он выбрал для этого сравнения, являются наиболее растительными из всех клеток животных, и он даже смог указать на утолщение клеточной стенки в некоторых клетках хряща, аналогичное утолщению, которое играет столь важную роль во внешней модификации растительных клеток. Действительно, аналогия в строении и развитии между клетками хорды и хряща и клетками растений казалась ему полной. Вещество хорды состояло из многогранных клеток, к стенке которых прикреплялся овальный диск, во всех отношениях похожий на ядро растительной клетки и, как и оно, содержащий одно или несколько ядрышек. Внутри материнской клетки были обнаружены молодые развивающиеся клетки сферической формы, однако без ядра. Хрящ еще больше походил на растительную ткань. Он состоял из клеток, каждая из которых имела свою клеточную мембрану. Клетки расположены близко друг к другу, разделенные только утолщенной клеточной стенкой и межклеточным матриксом, демонстрируя, таким образом, даже общий вид клеточной ткани растений. Они содержали ядро с одним или двумя ядрышками, и ядро часто рассасывалось, как у растений, когда клетка достигала своего полного развития. Во многих случаях в клетке присутствовали другие ядра, вокруг которых можно было видеть, как развиваются молодые клетки, точно так же, как у растений. Соответственно, эти ядра имели то же значение, что и ядра растений, и заслуживали того же названия цитобластов или генераторов клеток. Истинное ядро хрящевой клетки, вероятно, таким же образом было первоначальным генератором материнской клетки.

Доказав идентичность структуры и функции клеток этих выбранных тканей клеткам растений, как это было задумано Шлейденом, Шванну еще предстояло показать, что общность тканей животных заключается либо во взрослом, либо в эмбриональном состоянии сходных клеток. Эта демонстрация занимает второй и самый длинный раздел его книги.

Его метод во всем генетический; он стремится показать не столько то, что все ткани животных на самом деле в своем законченном состоянии состоят из клеток и модификаций клеток, сколько то, что все ткани, даже самые сложные, развиваются из клеток, аналогичных по структуре и росту клеткам растений.

Все животные развиваются из яйцеклетки; его первой задачей было выяснить, является ли яйцеклетка клеткой. Случилось так, что за несколько лет до того, как Шванн написал эту книгу, была проделана большая работа над мельчайшим строением яйцеклетки, особенно Пуркинье и фон Бэр. Пуркинье в 1825 году [252] обнаружил и описал в неоплодотворенном яйце птицы маленький пузырек, содержащий зернистое вещество, который он назвал *Keimbläschen* или зародышевым пузырьком. Он исчезал в оплодотворенной яйцеклетке. Еще в 1791 году Поли видел зародышевый пузырь в яйцах моллюсков, но первое адекватное описание было дано Пуркинье. В 1827 году [253] фон Бер открыл настоящие яйцеклетки млекопитающих и прояснил вопрос, который был камнем преткновения со времен фон Граафа, который назвал яйцеклетками фолликулы, ныне носящие его имя. [254] Даже фон Грааф заметил, что ранние яйцеклетки матки были меньше предполагаемых яйцеклеток яичников; Прево и Дюма [255] наблюдали присутствие в Граафовский фолликул с крошечным сферическим телом, которое, однако, они не решались назвать яйцеклеткой; фон Бэру предстояло прояснить структуру фолликула и доказать, что эта маленькая сфера действительно была яйцеклеткой млекопитающих. Его открытие было подтверждено Шарпи и Алленом Томсоном. Фон Бер обнаружил зародышевый пузырь в яйцах лягушек, змей, моллюсков и червей, но не в яйцеклетке млекопитающих; он считал, что вся яйцеклетка млекопитающих эквивалентна зародышевому пузырьку птиц — сравнение, справедливо подвергнутое сомнению Пуркинье (1834). В 1834 году Косте [256] обнаружил в яйцеклетке кролика пузырь, который он считал зародышевым пузырьком Пуркинье; он заметил, что он исчез после оплодотворения. Независимо от Косте и очень скоро после него Уортон Джонс [257] обнаружил зародышевый пузырь в яйцеклетке млекопитающего. Валентин в 1835 году, [258] Вагнер в 1836 году, [259] и Краузе в 1837 году, [260] значительно расширил существующие знания о строении яйцеклетки. Вагнер в своем "*Продrome*" обратил внимание на широко распространенное появление внутри зародышевого пузырька более темного пятнышка, которое он назвал *Кеймфлемом* или зародышевым пятном, иногда известным как пятно Вагнера. Он распознал *Кеймфлекс* в яйцеклетках многих классов животных, от млекопитающих до полипов. Часто происходило более одного *Кеймфлекса*.

Следовательно, Шванн обладал обширными точными знаниями, на которые он мог опираться при обсуждении значения яйцеклетки для клеточной теории. Возможны две интерпретации. Либо яйцеклетка была клеткой, а зародышевый пузырь - ее ядром, либо зародышевый пузырь сам по себе был клеткой внутри более крупной клетки яйцеклетки, а зародышевое пятно было ее ядром. Шванну было трудно решить, какую из этих точек зрения принять, но в конце концов он склонился к точке зрения, что яйцеклетка - это клетка, а зародышевый пузырь - это ядро, основывая свое мнение в основном на наблюдениях Вагнера, которые, как правило, доказывали, что зародышевый пузырь был сформирован первым, а яйцеклетка впоследствии сформировалась вокруг него. Но яйцеклетка, по мнению Шванна, не была простой клеткой, поскольку внутри нее содержались желточные гранулы, один набор которых, по-видимому, содержал ядро, а другие - нет. Даже вторая группа, те, что составляют желтый желток, по мнению Шванна, заслуживают названия клеток, потому что, хотя в них нельзя было обнаружить ядро, они имели определенную мембрану, отличную от их содержимого — концепция клетки,

очевидно, восходящая к самым ранним ботаническим представлениям о клетках как о маленьких мешочках. Желточные клетки были не просто мертвым пищевым материалом, а живыми единицами, которые принимали участие в последующем развитии яйцеклетки. Связь между неоплодотворенной яйцеклеткой и возникающей из нее бластодермией не совсем ясна Шванну. По его словам, клетки бластодермы формируются на самом деле в яйцеклетке. Вокруг ядра яйцеклетки появляется *нижний шлак*, или осадок, который является зачатком бластодермы (стр. 68). Когда яйцеклетка покидает яичник, ядро исчезает, оставляя после себя этот рудимент бластодермы, который быстро растет и увеличивается в размерах. Обнаружено, что бластодерма цыпленка перед инкубацией состоит из сферических безъядерных телец, которые Шванн считает клетками, потому что они почти наверняка развиваются в клетки инкубированной бластодермы, которые четко распознаются как таковые после восьмичасовой инкубации. Серозный и слизистый слои можно различить после шестнадцатичасовой инкубации, и обнаружено, что клетки серозного слоя содержат определенные ядра, хотя таковые, по-видимому, отсутствуют в клетках слизистого слоя. Между двумя слоями образуются другие клетки, принадлежащие сосудистому слою, который, однако, по мнению Шванна, не является однозначно индивидуализированным слоем.

Следующий шаг Шванна - подробная демонстрация происхождения каждой ткани из простых клеток, таких как те, что составляют инкубированную бластодерму.

Предыдущее исследование научило нас, что вся яйцеклетка демонстрирует не что иное, как непрерывное образование и дифференцировку клеток с момента ее появления до того момента, когда благодаря развитию серозного и слизистого слоев бластодермы закладывается основа для всех появляющихся впоследствии тканей: мы обнаружили, что этот общий прародитель всех тканей сам по себе состоит из клеток; нашей следующей задачей должно быть продемонстрировать не только таким общим образом, что ткани происходят из клеток, но также и то, что особая формирующая масса каждой ткани состоит из клеток, и что все ткани либо состоят из клеток, либо из простыми клетками или одним или другим из множества видов модифицированных клеток" (стр. 71). Можно выделить пять классов тканей в зависимости от степени и способа изменений, которым подверглись составляющие их клетки. Существуют прежде всего независимые и изолированные клетки, такие как кровяные тельца и лимфа, не образующие целостной ткани в обычном смысле этого слова. Далее следуют скопления клеток, прилегающих друг к другу, но никоим образом не сросшихся; примерами этого класса являются ткани эпидермиса и хрусталик глаза. К третьему классу относятся ткани, клетки которых срослись своими стенками, но клеточные полости которых не являются непрерывными, такие как костная ткань и хрящ. В тканях четвертого класса, составляющих наиболее высокоспециализированные из всех, непрерывны не только клеточные стенки, но и клеточные полости; к этому классу относятся мышцы, нервы и капиллярные сосуды. Пятый класс, имеющий довольно особую природу, включает волокнистые ткани всех видов. Это первая классификация тканей на клеточной основе, и она знаменует собой фундамент новой гистологии, которая заняла место "общей анатомии" Биша. Исчерпывающий отчет Шванна о структуре и развитии тканей в этом разделе его книги представляет собой первый систематический трактат по гистологии в современном понимании, и его все же стоит прочитать, несмотря на множество ошибок в деталях.

Шванну было легко продемонстрировать клеточную природу тканей первых трех классов. С двумя другими классами у него было больше трудностей. Он считал, что волокна всех видов

возникают в результате удлинения клеток, которые впоследствии разделяются в продольном направлении на длинные полосы, образуя, в зависимости от обстоятельств, белую или эластичную волокнистую ткань. Мышечные и нервные волокна формировались совершенно по-другому, путем слияния клеток; таким образом, каждое отдельное мышечное и нервное волокно представляло собой составную клетку. Капилляры, по мнению Шванна, были образованы клетками, выдолбленными наподобие дренажных трубок и расположенными вплотную друг к другу - ошибочный взгляд, вскоре исправленный Фогтом (*Эмбриология сальмонов*, стр. 206, 1842).

В этой подробной части своей книги Шванн накапливает материал для общей теории клетки, которую он развивает в третьем и последнем разделе. Придерживаясь физиологической или динамической точки зрения, он указывает, что один процесс является общим для всего роста и развития тканей как у животных, так и у растений, а именно, образование клеток, процесс, который, по его представлению, происходит следующим образом. Существует, прежде всего, бесструктурная субстанция - цитобластема, матрикс, из которого берут начало все клетки. Цитобластема может находиться либо внутри клеток, либо, что более обычно, в промежутках между ними. Это не вещество с определенными химическими и физическими свойствами, поскольку под определение подпадают как матрикс хряща, так и плазма крови. Оно в значительной степени играет роль пищевого материала для развивающихся клеток. У растений, согласно Шлейдену, клетки никогда не образуются в межклеточном веществе — цитобластема находится внутри клеток; но у животных образование внеклеточных клеток, по-видимому, является общим правилом. Внутриклеточное образование клеток происходит только в яйцеклетке, в клетках хряща, клетках хорды и в некоторых других, и даже там это не является исключительным методом образования; образование клеток внутри клеток никогда не происходит ни в мышцах, ни в нервах, ни в волокнистой ткани (стр. 204). В цитобластеме появляются гранулы, которые постепенно увеличиваются в размерах и приобретают характерную форму ядер; вокруг каждого из них формируется молодая клетка. Иногда кажется, что у молодых клеток нет ядер, как у внутриклеточного выводка клеток хорды, но, как правило, ядро отчетливо видно. Ядро действительно является наиболее характерным компонентом клетки. "Наиболее важным и наиболее постоянным критерием существования клетки является наличие или отсутствие ядра", - пишет Шванн в начале своей книги (стр. 43).

Как правило, сначала образуется ядрышко, а вокруг него в результате своего рода уплотнения или конкреции образуется ядро, которое часто бывает полым, а вокруг него снова, в результате несколько сходного процесса, образуется клетка. "Весь процесс образования клетки состоит в осаждении вокруг маленькой ранее сформированной частички (ядрышка) сначала одного слоя(ядра), а затем вокруг этого второго слоя (клеточного вещества)" (стр. 213). Самый внешний слой клетки обычно утолщается, образуя мембрану, но такое образование мембраны происходит не всегда, и мембрана присутствует не во всех клетках. Ядро образуется точно таким же образом, как и клетка, и само по себе его можно было бы с большой долей правды назвать клеткой — клеткой первого порядка, в то время как обычные клетки с ядрами можно было бы назвать клетками второго порядка (стр. 212). В безъядерных клетках, вероятно, происходит только один процесс образования слоя вокруг бесконечно маленького ядрышка. Почти во всех ядросодержащих клетках ядро рассасывается, когда клетка достигает своего полного развития, и оно тем крупнее и важнее, чем моложе клетка.

Клетка была для Шванна понятием вовсе не морфологическим, а физиологическим; клетка была динамической, а не статической единицей. Клеткообразование было процессом, лежащим в основе всего зарождения жизни, а клетки были центрами всей жизнедеятельности. Каждая клетка сама по себе была организмом, и ее жизнь и деятельность были в некоторой степени независимы от жизни и деятельности всех других клеток. Многоклеточный организм был колонией одноклеточных организмов, и его жизнь была суммой жизней составляющих его элементов. Эту "теорию организма", которая даже в наши дни занимает столь важное место в биологии, Шванн развивает на заключительных страницах своей книги.

Он начинает с противопоставления телеологической концепции материалистическим представлениям о живых существах. С телеологической точки зрения, в живом организме действует особая сила, направляющая его деятельность к целенаправленной цели. Согласно материалистической точке зрения, в живом организме не действуют никакие другие силы, кроме тех, что действуют в неорганической сфере, или, по крайней мере, нет ничего, кроме сил, сливающихся с ними в своей слепоте и необходимости. Правда, целесообразность жизненных процессов нельзя отрицать; но ее основа лежит, согласно этой точке зрения, не в жизненной силе, которая направляет и управляет индивидуальной жизнью, а в первоначальном создании сочетания материи в соответствии с рациональным планом. Целесообразность жизни является частью целенаправленности Вселенной; точно так же, как звезды вечно вращаются по гармонично выверенным траекториям, так и жизненные процессы работают вместе, стремясь к общей цели. И то, и другое является неизбежным результатом первоначального распределения материи в первобытном хаосе, распределения, установленного разумным и предвидящим Существом (стр. 222).

Какая из двух концепций должна быть принята в биологии? Телеологические объяснения давно изгнаны из физических наук, а в биологии они являются лишь последним средством, когда физические объяснения оказались неполными (стр. 223). И если основание для целесообразности живой Природы такое же, как основание для целесообразности вселенной, разве не разумно предположить, что объяснения, которые оказались удовлетворительными для неорганических вещей, со временем при достаточном знании окажутся адекватными и для органических вещей?

Телеологическая концепция, опять же, приводит к трудностям, особенно когда она применяется к фактам воспроизводства. Если мы предположим, что жизненная сила объединяет и координирует организм и является самой его сущностью, мы должны также предположить, что эта сила делима и что ее часть, отделенная при размножении, может привести к тем же результатам, что и целое. Если, напротив, силы, действующие в организме, являются простым результатом определенной комбинации составляющих его веществ, то реконструкция определенной комбинации молекул в яйцеклетке - это все, что необходимо для того, чтобы направить развитие точно по тому пути, по которому идет яйцеклетка родителя. Другой аргумент против телеологической точки зрения вытекает из фактов клеточной теории. Клеточная теория говорит нам, что молекулы живого организма не сразу выстраиваются в многообразные комбинации для формирования организма, а сначала формируются в единичные конструкции или клетки, и что эти составные единицы неизменно формируются при любом развитии, как растений, так и животных, какими бы разнообразными ни были цели развития. Если бы существовал жизненный принцип, разве мы не ожидали бы обнаружить, что, презрев этот окольный путь достижения своей цели, он шел прямо к цели, избирая иной и отличный

курс для каждого индивидуального развития, строя организм непосредственно, без посредничества клеток? Но поскольку существует универсальный принцип развития, а именно образование клеток, не кажется ли, что клетки должны быть истинными организмами, что весь "индивидуальный" организм должен быть совокупностью клеток, и что концепция индивидуальности, применяемая к организму, соответственно, является логической фикцией? И именно на этом представлении об индивидуальности организма основана телеологическая концепция. Телеологический взгляд, возможно, не может быть полностью опровергнут до тех пор, пока не будет окончательно доказана адекватность материалистических объяснений; но несомненно, что наиболее многообещающим методом исследования является материалистический (стр. 226).

Итак, мы исходим из предположения, что основой организма является не сила, действующая по определенному плану; напротив, организм возникает в результате действия слепых и необходимых законов, сил, которые в такой же степени присущи материи, как и силам неорганического мира. Поскольку химические элементы органической природы никоим образом не отличаются от химических элементов неорганической природы, основа или причина органических явлений может заключаться только в ином способе сочетания материи, либо в особом способе сочетания элементарных атомов с образованием атомов второго порядка, либо в особом расположении этих сложных молекул с образованием отдельных морфологических единиц организма или всего организма в целом" (стр. 226). Принимая тогда материалистическую концепцию организма, мы должны рассмотреть эту дальнейшую проблему. Лежит ли основа органических процессов во всем организме или в его элементарных частях? В переводе на термины метаболизма — обратите внимание на физиологическую точку зрения — возникает вопрос: являются ли метаболические процессы результатом молекулярной конструкции организма в целом, или центр метаболической активности находится в клетке? Является ли клетка, а не организм непосредственным инициатором ассимиляционных процессов? В первом варианте причина роста составных частей лежит в целостности организма; в другом варианте: "Рост не является результатом силы, имеющей свое основание в организме в целом, но каждая из элементарных частей обладает собственной силой, собственной жизнью, если хотите; то есть в каждой элементарной части молекулы объединены таким образом, что высвобождают силу, посредством которой клетка получает возможность привлекать новые молекулы и, таким образом, расти, и весь организм существует только благодаря взаимному действию отдельных элементарных частей.... В этом случае именно элементарные части образуют активный элемент в питании, и совокупность организма действительно может быть условием, но с этой точки зрения она не может быть причиной" (стр. 227).

Чтобы помочь в решении этого вопроса, необходимо обратиться к установленным фактам относительно клеточной природы организма и его репродуктивных элементов. Мы знаем, что каждый организм состоит из клеток, которые формируются и растут по одним и тем же законам, где бы они ни находились, и, следовательно, их образование везде происходит под действием одних и тех же сил. Если мы обнаружим, что определенные из этих клеток — все они, как мы знаем, по существу идентичны друг другу — обладают способностью при отделении от других расти и развиваться в новые организмы, мы можем сделать вывод, что не только такие клетки, но и все другие клетки обладают этой ассимиляционной способностью. Яйцеклетки животных, споры растений, изолированные клетки низших организмов в целом - все они демонстрируют способность к раздельной ассимиляции и развитию. "Следовательно, мы должны, в общем,

приписать клетке индивидуальную жизнь, то есть комбинации молекул в отдельной клетке действительно достаточно, чтобы произвести силу, посредством которой клетка получает возможность притягивать к себе новые молекулы. Основа питания и роста лежит не в организме в целом, а в отдельных элементарных частях, клетках. Тот факт, что не каждая клетка может продолжать расти, будучи отделенной от организма, сам по себе не является возражением против этой теории, так же как тот факт, что она не может продолжать существовать отдельно от роя, является возражением против индивидуальной жизни пчелы. Активизация сил, существующих внутри клетки, зависит от условий, с которыми клетка сталкивается только в связи с целым" (стр. 228-9).

Следующий шаг Шванна - выяснить, какие основные силы действуют в клетке, и здесь он вступает в область гипотез. Он обнаружил, что их можно свести к двум — силе притяжения и силе метаболизма. Сила притяжения проявляется в процессе клеткообразования, когда в первую очередь ядрышко образуется за счет концентрации и осаждения веществ, находящихся в цитобласте в свободном виде, и таким же образом ядро, а затем и клетка откладываются в виде концентрических выделений из цитобласты. Образование клеток также включает в себя вторую, или метаболическую силу, посредством которой клетка изменяет химический состав окружающей ее среды таким образом, чтобы подготовить ее к ассимиляции. Сила притяжения Шванна приводит к фактическому усвоению приготовленного вещества; его метаболическая сила является причиной переваривания пищевых веществ и почти идентична действию ферментов. Теперь он спрашивает (стр. 239), с каким неорганическим процессом можно наиболее точно сравнить процесс образования клеток, и ответ, очевидно, таков: с процессом кристаллизации. Клетки, это правда, сильно отличаются по форме и консистенции от кристаллов, и они растут путем инвагинации, а не путем прикрепления - поэтому их пластические или притягивающие силы, по-видимому, различны. Еще более важным отличием является то, что метаболическая сила присуща только клетке. Тем не менее, существуют важные аналогии между кристаллами и клетками. Они сходятся в том важном отношении, что оба растут в растворах за счет растворенного вещества, согласно определенным законам, и приобретают определенную характерную форму. Шванн считает, что можно даже утверждать, что сила притяжения кристаллов на самом деле идентична силе притяжения клеток и что разница в результате обусловлена просто разницей между веществом клетки и веществом кристалла. Он указывает на то, что органические тела примечательны своей способностью к впитыванию, и он стремится показать, что клетка - это форма, в которой обязательно должно кристаллизироваться тело, способное к впитыванию, и что организм представляет собой совокупность таких кристаллов впитывания. Аналогия между кристаллизацией и образованием клеток он проводит следующим образом: "Вещество, из которого состоят клетки, обладает способностью химически преобразовывать вещество, с которым оно находится в непосредственном контакте, примерно таким же образом, как хорошо известный препарат платины превращает спирт в уксусную кислоту. Этим свойством обладает каждая часть клетки. Теперь, если цитобласта изменяется уже сформированной клеткой таким образом, что образуется вещество, которое не может стать частью клетки, оно сначала кристаллизуется в виде ядрышка новой клетки. Это, в свою очередь, изменяет состав цитобласты. Часть трансформированного вещества может оставаться в растворе в цитобласте или может кристаллизироваться как начало новой клетки; другая часть, клеточное вещество, кристаллизуется вокруг ядрышка. Клеточное вещество либо растворимо в цитобласте и кристаллизуется только тогда, когда последняя насыщается им, либо оно нерастворимо и кристаллизуется сразу после образования, согласно

вышеупомянутым законам кристаллизации телец питания; таким образом, оно образует один или несколько слоев вокруг ядрышка и т.д. Если кто-то представляет себе, что образование клеток происходит таким образом, это приводит к мысли о пластической силе клетки, идентичной силе, с помощью которой растет кристалл" (стр. 249-50).

Эта теория сталкивается с двумя трудностями — (1) с происхождением метаболической способности клеток, (2) с причиной, по которой клетки располагаются таким образом, чтобы образовать организм сложной и определенной структуры. Шванн пытается объяснить происхождение "метаболического" действия, аналогию которого он признает с контактным действием коллоидной платины, приписывая его особому структурному расположению молекул. Пытаясь объяснить гармоничную структуру организма, он указывает на аналогию с обычными кристаллами, которые часто образуют сложные и правильные древовидные структуры; растения, в частности, напоминают эти кристаллические агрегаты правильной формы.

Вся эта гениальная теория предлагается всего лишь в качестве гипотезы и руководства к исследованию. Это интересно как одна из наиболее тщательно продуманных попыток, когда-либо предпринятых, дать исчерпывающий материалистический отчет о происхождении и развитии органических форм, и она возникла непосредственно из клеточной теории.

Шлейден и Шванн исходили из ошибочной теории происхождения и развития клеток, что в некоторой степени снизило ценность их результатов. Однако прошло совсем немного времени, прежде чем их теория происхождения клеток путем "кристаллизации" из внутри- или внеклеточной цитобласты была оспорена и опровергнута, а на ее место пришло обобщение о том, что клетки возникают путем деления из ранее существовавших клеток.

Это было установлено для растительных клеток Мейеном, Унгером, фон Моллом, Негели и Хофмайстером примерно в сороковых годах. [261] Критика теории Шванна-Шлейдена с зоологической стороны была предложена исследованием сегментации яйцеклетки — процесса развития, при котором легче всего наблюдать размножение клеток. Сегментация яйцеклетки была хорошо известна Шванну, поскольку этот процесс был описан в "Лягушке" Прево и Дюма в 1824 году, [262] в "Лягушке и тритоне" Рускони, [263] и подробное исследование процесса у лягушки было проведено фон Бэр. [264] Шванн действительно подозревал, что должна быть какая-то связь между сегментацией яйцеклетки и образованием клеток, но он не понимал, что клеточная бластодерма цыпленка образовалась в результате деления или сегментации яйцеклетки.

Вскоре было обнаружено, что сегментация получила широкое распространение. Фон Зибольда в 1837 году описал процесс в *Entozoa*, [265] и в том же году Lovén увидел сегментацию в *Campanularia*, [266] и ОРВИ в звезды и в Голожаберниками. [267]

В 1838 году Бишофф [268] наблюдал сегментацию в яйцеклетке млекопитающих, и весь ход сегментации в яйцеклетке кролика от 2-клеточной стадии до стадии морулы был тщательно описан и проиллюстрирован Барри [269] в 1839 году. С. Фогт [270] в 1842 году описал сегментацию у *Coregonus* и *Alytes*. Открытие сегментации в яйцеклетке птиц было сделано только в 1847 году Бергманом, [271] независимо подтверждено Костом [272] в 1850 году. К 1848 году сегментация была отмечена у гидр и различных гидроидов, у акалефов, морских звезд,

многоножек, нематод, коловраток, пиявок, олигохет, полихет, у большинства групп моллюсков и членистоногих и у всех классов позвоночных. [273]

Сначала считалось, что это всего лишь процесс деления желтка, или *Dotterfurchung*, и его детали чаще всего интерпретировались в свете теории клеткообразования Шлейдена-Шванна.

Первые шаги к более верному пониманию процесса, по-видимому, были предприняты Бергманом, который в 1841 году [274] обратил внимание на наличие ядер в сегментирующих сферах яйца лягушки, и Бэджем в том же году, который заметил, что деление ядер предшествует размножению сегментирующих сфер. [275] Он считал ядра безъядерными клетками, и такой же точки зрения придерживался Келликер в 1843 году. [276] Однако в следующем году в своей классической статье о развитии головоногих моллюсков [277] Келликер пришел к мнению, что они действительно были ядрами. Он показал, что сегментация вызывается делением клеток, что между "полной" и "частичной" сегментацией существует разница в степени, а не в виде, и что клетки организма образовались в результате деления сфер сегментации. Однако он считал, что ядра размножаются эндогенно, а не путем деления. Деление ядер наблюдал Костэ в 1846 году. [278] Лейдиг в 1848 году [279] предпринял необходимый шаг заранее и утверждал, что ядра, а также клетки всегда увеличиваются при делении. Его поддержал Ремак, который в статье 1852 года, [280] и более полно в своем монументальном *исследовании эволюции спирали* (Берлин, 1850-55), доказал, что по крайней мере в яйцеклетке лягушки сегментация была простым процессом клеточного деления, всегда иницируемым делением ядра. [281]

Один момент Ремак оставил нерешенным — судьбу *Keimbläschen*, или яйцеклеточного ядра. Даже в пятидесятые годы считалось, что ядро яйцеклетки исчезает непосредственно перед началом сегментации — Бишофф придерживался этого мнения даже в 1877 году. [282] Хотя Барри в 1839 году утверждал, что ядро яйцеклетки не исчезает при сегментации, Дж. Мюллер, по-видимому, был первым, кто фактически доказал, что оно образует при делении ядра первых двух сфер сегментации. Он представил демонстрацию на яйце *Entoconcha mirabilis*, [283] и его статья была известна Ремаку, который, однако, не мог наблюдать аналогичное деление ядра яйцеклетки у лягушки. Открытие Мюллера было подтверждено для *Oceania armata* Гегенбауром, [284] и для *Notommata sieboldii* Лейдигом. [285]

В 1854 году Вирхов, [286] ранее сторонник Шванна, сформулировал новые взгляды в знаменитой фразе — *Omnis cellula e cellula* — и широко обнародовал их в своих классических лекциях по клеточной патологии, прочитанных в 1858 году. [287] Новое учение о клеткообразовании также преподавал Лейдиг [288] в его учебнике гистологии, опубликованном в 1857 году.

Теория Шлейдена-Шванна о происхождении клеток путем зарождения в цитобластеме теперь была окончательно опровергнута.

Важность протоплазматического содержимого клетки была выдвинута на первый план благодаря работе Дюжардена, [289] Purkinje, "Коэн [291] и Макс Шульце. [292] Последний из названных в 1861 году предложил определение ячейки, которое могло бы быть принято в наши дни. "Клетка, - писал он, - это маленький комочек протоплазмы, содержащий ядро" (стр. 11).

[238] *Теория поколений*, Halae, 1759.

- [239] См. J. V. Sachs, *Geschichte der Botanik*, книга ii., англ. Пер., 2-е издание, 1906.
- [240] Müller's Archiv, стр. 137-76, 1838.
- [241] Пер. Линнеевское собрание сочинений., xvi., стр. 710, 1833.
- [242] Миксиноиден, i. Theil., стр. 89, 1835.
- [243] Ann. Sci. nat. (2) (Зоол.) ii., стр. 107-18, стр. 11, 1834.
- [244] Текст. Phil. Soc. Глазго, xix., стр. 71-125, 1887-8.
- [245] *Traité sur le venin de la vipère*, 1781.
- [246] Müller's Archiv, 1836.
- [247] J. Müller, *Jahresbericht ü. d. Fortschritte der anat.-физиол. Wissenschaften im Jahre 1838*. Müller's Archiv, 1838.
- [248] *Symbolæ ad anatomiam villorum imprimis eorum epithelii*, Берлин, 1837.
- [249] *U. d. Ausbreitung des Epitheliums im menschlichen Körper*. Müller's Archiv, 1838.
- [250] Смотрите "Береркунген" Шванна в конце его "Микроскопического исследования".
- [251] Переиздано в книге Оствальда "Классик по искусству Виссеншафтен", № 176, Лейпциг, 1910. Ссылки в тексте даны на оригинальную нумерацию страниц.
- [252] Символ из истории авиации.
- [253] О яйцах млекопитающих и генезисе человека.
- [254] *De mulierum organis*, 1672.
- [255] Ann. Sci. nat., iii., стр. 135, 1842.
- [256] *Recherches sur la génération des Mammifères*. Отчет Академического комитета. Ann. Sci. nat. (2) (Зоол.) ii., стр. 1-18, 1834; также Сравнительная эмбриогенеза, 1837.
- [257] Последнее. и Эдин. Phil. Mag. (3) vii., 1835; Фил. Пер. 1837 года.
- [258] *Handbuch der Enwicklungsgeschichte*, 1835, and Müller's Archiv, 1836.
- [259] *Продром исторического поколения hominis atque animalium*, Липсия, 1836.
- [260] Müller's Archiv, 1837 год. В
- [261] Сакс, *История ботаники*, Книга ii.
- [262] Ann. Sci. nat., i., стр. 110-14, 1824. Говорят, что Сваммердам наблюдал двухклеточную стадию в яйце лягушки (Библ. нац., 1752), а Резель в. Розенхоф - ту же стадию у древесной лягушки (*Hist. нац. ranarum nostratum*, 1758).
- [263] *Развитие коммуны гренау*, Милан, 1826 год. *Biblioteca italiana*, lxxix., 1836, and Müller's Archiv, 1836. Фогт (1842) утверждает, что Агассис наблюдал сегментацию окуня еще в 1831 году.

- [264] Müller's Archiv, 1836.
- [265] В Burdach, *Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft*, 2-е изд., том ii.
- [266] Wiegmann's Archiv, 1837.
- [267] *Bericht Versamml. deutsch. Naturf. in Prag*, 1837.
- [268] *Bericht Versamml. deutsch. Naturf. in Freiburg*, 1838. Позже в его книге "*Доктор биологических наук*", и в его работах о развитии кролика.
- [269] Фил. Пер., 1839. См., в частности, стр. vi, рис. 105-12.
- [270] *Эмбриология сальмонеллы* 1842.
- [271] Müller's Archiv, 1847 год. В
- [272] *C.R. Acad. Sci.*, xxx., стр. 638.
- [273] Смотрите обзор Лейдига в *Isis*, 1848, стр. 161-193.
- [274] Müller's Archiv, стр. 89-102, 1841.
- [275] *Эволюция Стронцилий ушных. el Ascaridis acum.*, Erlangen, 1841.
- [276] Müller's Archiv, стр. 66-141, 1843.
- [277] *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden*, Цюрих, 1844.
- [278] *Уведомление Froriep*, № 800, 1846.
- [279] *Изида*, 1848.
- [280] Müller's Archiv, стр. 47, 1852, также 1854 и 1858.
- [281] Смотрите, в частности, таблицу IX, фиг. 3-7.
- [282] *История.-krum. Bemerkungen zu den neuesten Mittheilungen ü. d. erste Entwicklung d. Säugethiereier*, München, 1877.
- [283] *Монатсбер. Akad. Buss. Berlin*, 1851.
- [284] *Zur Lehre von Generationswechsel u. d. Fortpflanzen d. Medusen u. Polypen.*
- [285] *Система U. d. Bau u. d. Stellung d. Räderthiere*, 1854.
- [286] Арка ж. путь. *Anat. Физика.*, vii., стр. 1-39, 1854. Также в его книге *z. spec. Path. u. Therapie.*
- [287] *Клеточная патология*, Берлин, 1858.
- [288] *Lehrbuch der Histologie*, 1857.
- [288] Энн, научный сотрудник. (2) iii., стр. 108-9 и стр. 312-4, 1835. Также iv, стр. 343-77.
- [290] 1839 или 1840 года.

[291] *Новый акт Акад. Леоп.*, ххii., 1850. Перевод. в 1853 году для Общества Рэя.

[292] *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, стр. 1-27, 1861.

ГЛАВА XII

ЗАВЕРШЕНИЕ ДОЭВОЛЮЦИОННОГО ПЕРИОДА

Влияние клеточной теории на морфологию было не совсем благоприятным. Клеточная теория с самого начала была физиологической; клетки рассматривались скорее как центры силы, чем элементы формы, и объяснение всей деятельности организма искали в действии этих отдельных динамических центров. Это привело к определенной потере чувства к проблемам формы. Организм больше не рассматривался как искусно сконструированный комплекс органов, тканей и клеток; он стал просто совокупностью клеток; высшие элементы формы игнорировались.

Мы видели, что эту физиологическую позицию с предельной ясностью выразил сам основатель клеточной теории; мы увидим, что такой же позиции придерживается большинство его преемников. Таким образом, Фогт, которому позже суждено было стать одним из главных сторонников материализма в Германии, развил в своих мемуарах по эмбриологии *Coregonus* [293] теорию независимой или индивидуальной жизни клетки. "Каждая клетка, - писал он, - представляет в какой-то мере отдельный организм, и, хотя их развитие обязательно соответствует общему плану и особым тенденциям родительского организма, тем не менее каждая из них следует своей особой тенденции и не теряет своей независимости до тех пор, пока в результате претерпеваемых ими метаморфоз не утратит свою клеточную природу" (стр. 275).

И еще раз"... мы вынуждены признать существование в клетке независимой жизни, которая делает ее развитие самодостаточным.... Следовательно, каждая клетка представляет собой маленький независимый организм, который усваивает чужеродные вещества, накапливает их и отвергает те, которые бесполезны; с этой точки зрения эмбрион можно сравнить до известной степени с запасом зоофитов, из которых каждый полип, живя своей собственной независимой жизнью, все же включен в общую клубнелуковицу, которая накладывает свой отличительный характер на каждый полип" (стр. 293).

Классическое выражение "колониальной теории" организма было дано Вирховым в его лекциях по "Клеточной патологии". [294] Для Вирхова организм распадается на совокупность живых центров, клеток; организм не имеет реального существования как единство, поскольку нет единого центра, из которого управляется его деятельность. Даже нервная система, которая, по-видимому, действует как координирующий центр, сама по себе является совокупностью отдельных клеток. "Дерево — это тело определенного и упорядоченного состава, конечными элементами которого в каждой его части, в листе и корне, в стебле и цветке, являются клеточные элементы, так же как и животные формы. Каждое животное представляет собой сумму жизненно важных единиц, каждая из которых обладает всеми характеристиками жизни. Характер и единство жизни не могут быть обнаружены в одной определенной точке высшей

организации, например, в мозге человека, но только в определенной, постоянно повторяющейся предрасположенности, проявляемой индивидуально каждым отдельным элементом. Из этого следует, что состав основного организма, так называемого индивидуума, должен быть уподоблен своего рода социальному устройству или обществу, в котором ряд отдельных существ зависят друг от друга, однако таким образом, что каждый элемент обладает своей собственной особой активностью и, хотя получает стимул к активности от других элементов, выполняет свою собственную задачу своими силами" (2-е изд., стр. 12-13).

Анализ, разложение или дезинтеграция организма доводятся здесь до крайней точки, а проблема перестройки, синтеза и координации игнорируется или забывается.

Пагубное влияние клеточной теории на морфологию не осталось незамеченным зоологами того времени с более широким кругозором. Более ранняя статья Вирхова [295] о применении клеточной теории к физиологии и патологии вызвала энергичный протест Райхерта, [286] который обсуждал в очень поучителен контраст между старым "систематическим" и новым "атомистическим" отношением к живой Природе.

Действительно ли верно, спрашивает он, что клетка является доминирующим элементом во всей организации; сравнима ли клетка по важности с атомом химиков; или же она скорее является слугой высшей регулирующей силы? Йоханнес Мюллер, который был учителем Райхерта, в своей книге "*Физиология* великолепно доказал существование творческой силы, которая направляет и управляет развитием и обеспечивает то единство и гармонию состава, которые отличают живые существа от неорганических продуктов. Райхерт тщетно искал в трудах биологических "атомистов" хоть малейшее признание этих более широких характеристик живых существ, на которые Мюллер справедливо делал упор. Для атомистов клетка была единственным элементом формы; они игнорировали сочетание клеток для формирования тканей, тканей для формирования органов, органов для формирования организма. Для морфологов клетка была одним из многих элементов и самым низшим из всех.

Разница в отношении ясно проявляется, если мы рассмотрим с двух точек зрения сложную систему органов, такую как центральная нервная система. Атомист видит в этом простую совокупность клеток или, самое большее, групп клеток. "Морфолог, - с другой стороны, - видит в центральной нервной системе *ближайший* элемент в составе тела - примитивный орган. С этой точки зрения он постигает и оценивает ее морфологические отношения, в первую очередь, с другими скоординированными примитивными органами в системе в целом; во всем этом клетки остаются на заднем плане и не имеют прямого отношения к определению этих морфологических отношений" (стр. 6). Внутри нервной системы есть отдельные органы, которые находятся друг с другом в определенном морфологическом и функциональном отношении. Эти органы, это правда, состоят из клеток; но между формой и связями этих органов и клеток, которые их составляют, нет прямой и необходимой связи (стр. 6). Верно, что клетка является высшим элементом органической формы и что все развитие происходит путем размножения и изменения формы клеток. И все же клетка во всем этом не независима от единства развивающегося эмбриона, и то, что клетки производят, они производят, так сказать, не по своей собственной воле и не случайно, но под руководящим влиянием единства целого и в определенной мере как его агенты (стр. 7). Атомисты не признают истинности этого; они видят в развитии не что иное, как процесс изменения формы и размножения клеток. От них ускользает полный смысл развития, поскольку они не принимают во внимание возрастающую сложность

эмбриона, выделение тканей, формирование органов, гармоничную адаптацию и приспособление частей для формирования действующего целого.

В целом, вина атомистов заключается в том, что они не уважают пределы, которые сама Природа установила для процесса логического анализа и дезинтеграции организма; они не признают существования естественных и рациональных единиц или единств; они забывают один великий принцип рационального анализа, "что с помощью универсально обоснованного индуктивного логического метода природные объекты должны во всех случаях приниматься и обрабатываться в той комбинации и сцеплении, в которых они даны" (стр. 10).

Атомисты, по крайней мере, признавали один естественный органический элемент - клетку; физиологи-материалисты того времени рассматривали даже это единство как совокупность неорганических соединений и рассматривали сам организм не что иное, как чрезвычайно сложный физико-химический механизм. С этой точки зрения морфология не имела права на существование, и мы находим, что Людвиг, один из передовых представителей материалистической школы, утверждал, что морфология не имеет научного значения, что это не более чем художественная игра, достаточно интересная, но полностью вытесненная и лишенная всякой ценности прогрессом материалистической физиологии. [298]

Вполне естественно, что морфологи не приняли эту довольно презрительную оценку своей науки, нотвердо придерживались морфологической позиции. Так Лейкарт в своем ответе Людвигу, так Ратке в письме Лейкарту, опубликованном в этом ответе, так Райхерт в своем "*Bericht*", так Дж. В. Карус в своей "*System der thierischen Morphologie*", [299] подтвердил обоснованность и независимость морфологических методов. Лейкарт и Ратке обратили внимание на абсолютную невозможность объяснить материалистической физиологией единство плана, лежащего в основе разнообразия форм животных. Дж.В. Карус, который был убежден в обоснованности физиологических методов в их надлежащей сфере, провел резкое различие между систематикой и морфологией, с одной стороны, и физиологией - с другой. Физиология вообще не имела никакого отношения к проблемам формы; ее задачей было изучение физических и химических процессов, лежащих в основе всей жизнедеятельности. Морфология, со своей стороны, должна была принимать форму как нечто данное и изучать абстрактные отношения форм друг к другу. "В связи с этим, - пишет он, - следует подчеркнуть, что морфология имеет дело с формой животного как с чем-то, *данным* Природой, что, хотя она отслеживает изменения, происходящие в ходе развития животного, и пытается объяснить их, она не интересуется условиями, необходимым и физическим следствием которых на самом деле является эта форма" (стр. 24). Он действительно выразил благочестивую надежду (стр. 25), что физиология может однажды продвинуться так далеко, что сможет попытаться с некоторой надеждой на успех открыть физико-химический детерминизм формы, но это осталось для него всего лишь благочестивой надеждой. Райхерт в своем "*Bericht*" применил к довольно диким теориям физиолога Людвига ту же ясную критику здравого смысла, которой он подвергал других "атомистов".

Потребовалось бы слишком много времени, чтобы описать огромное развитие, которое материалистическая физиология получила в то время, и показать, как отделение морфологии от физиологии, которое первоначально имело место еще в 17 веке, к этому времени стало почти абсолютным. Годы, приближавшиеся к концу первой половины столетия, действительно озаменовали начало классического периода как в физиологии, так и в догматическом

материализме. Молешотт и Бюхнер популяризировали материализм в Германии в пятидесятые годы, в то время как Людвиг, Дюбуа-Реймонд и фон Гельмгольц начали применять методы физики к физиологии. Во Франции Клод Бернар был на пике своей деятельности, с ним соперничали почти такие же великие рабочие. Примерно в это же время была создана доктрина сохранения энергии.

Между клеточной теорией, с одной стороны, и физиологией - с другой, было чудом, что морфология вообще сохранилась. Единственное, что сохранило его, - это возвращение к здоровой традиции Кювье, которая была предпринята многими зоологами в тридцатые и сороковые годы. Важным фактом является то, что это возвращение к функциональному подходу в основном совпало с подъемом морской зоологии, и что человек, наиболее типично сохранивший подход Кювье, Х. Милн-Эдвардс, был также одним из первых и наиболее последовательных морских биологов. Милн-Эдвардс описывает в своем интересном докладе *о прогрессе зоологических наук во Франции* (Париж) 1867 г., как "Примерно в 1826 году два молодых натуралиста, сформировавшихся в школах Кювье, Жоффруа и Маженди, сочли, что зоология, после того как она была чисто описательной или систематической, а затем анатомической, должна приобрести более физиологический характер; они считали, что недостаточно наблюдать живые объекты в состоянии покоя и что желательнее лучше понять организм в действии, особенно в отношении животных". когда строение этих животных настолько отличалось от строения человека, что приобретенные представления об особой физиологии человека не могли быть должным образом применены к ним" (стр. 17). Двумя юными натуралистами были Х. Милн-Эдвардс и В. Одуэн. Руководствуясь этими превосходными идеями, они приступили к изучению животных морского побережья, выпустив в 1832-4 годах два тома *"Исследований в области природной истории прибрежной Франции"*. После ранней смерти Одуэна А. де Катрефаж был связан с Милн-Эдвардсом в этой новаторской работе, и об их доблестной борьбе с нехваткой оборудования и помещений для лабораторий, а также о богатом урожае, который они собрали, можно прочитать в увлекательном отчете Катрефажа об их путешествиях. [300] Обратите внимание, что, хотя они называли себя физиологами, они подразумевали под физиологией нечто совсем иное, чем простое физическое и химическое изучение живых существ. Их, как и Кювье, интересовали прежде всего проблемы формы; они стремились проникнуть в связь между формой и функцией; следовательно, их главной целью было изучение не физиологии [301] в узком смысле, а физиологической морфологии. На самом деле они выполнили больше таксономических и анатомических работ, чем работ по физиологической морфологии, но это было вполне естественно, поскольку их взору открылось такое богатство новых форм. Мастерски написанная История природы ракообразных Милна-Эдвардса [302] и История природы Аннеле марин и д'о дус А. де Катрефажа [303] были типичными продуктами их деятельности.

На Севере такие люди, как Сарс и Ловен, начинали изучать прибрежную фауну фьордов; в Британии Эдвард Форбс открывал новые миры с помощью земснаряда; Йоханнес Мюллер с помощью буксирной сети собирал материал для своих мастерских статей о метаморфозах иглокожих. [304] Работа над систематикой и анатомией морских животных была в целом в самом разгаре к пятидесятым и шестидесятым годам.

Это возвращение к природе и морю оказало очень благотворное влияние на морфологию, перенесло ее из лаборатории на открытый воздух и морской берег. Это спасло морфологию от формализма и сухости, и в частности от определенной узости кругозора, порожденной слишком

пристальным вниманием к деталям микроскопической анатомии. Это снова поставило морфологов лицом к лицу с удивительным разнообразием органических форм, с единством плана, лежащим в основе этого разнообразия, с замечательным приспособлением органа к функционированию и того и другого к жизни целого.

Теоретические взгляды Милна-Эдвардса, изложенные в его *"Введении в женскую зоологию"* (1851), хорошо отражают эту позицию кювье. [305] Он сам признает, что в долгу перед Кювье: "чем дальше я продвигаюсь в изучении наук, которые он культивировал столь уверенной рукой, - пишет он в 1867 году, - тем больше я его почитаю".

Милн-Эдвардс откровенно придерживается телеологической точки зрения и интерпретирует органические формы исходя из предположения, что они целенаправленны и рационально сконструированы. "Чтобы прийти к пониманию гармонии органического творения, - пишет он, - мне показалось, что было бы неплохо принять гипотезу о том, что Природа выполняла свою работу так, как мы выполняли бы ее сами, исходя из нашего собственного разума, если бы нам было дано добиться аналогичного результата. Сравнивая и изучая живые существа, как если бы они были машинами, созданными трудом человека, я пытался понять, каким образом они могли быть изобретены, и принципы, применение которых привело бы к производству такого набора разнообразных инструментов" (стр. 435). Проблема состоит в том, чтобы обнаружить законы, которые управляют разнообразием органических форм. Первым и наиболее очевидным из этих законов является "закон экономии", или закон единства типа. Природа, как указывал Кювье, не прибегала ко всем возможным формам и сочетаниям органов; по-видимому, она работает с ограниченным числом типов и добивается от них максимально возможного разнообразия, варьируя пропорции составляющих структуру материалов. В пределах каждого типа Природа внесла разнообразие, подняв свои создания до различных степеней совершенства. Это второй закон органической формы, и именно этот закон Милн-Эдвардс в основном развивает. Степени совершенства означают для него, как и для Аристотеля, прежде всего степени совершенства функций, но поскольку структура обязательно находится в тесной связи с функцией, совершенствование функции влечет за собой повышение совершенства организации. Этого можно достичь только путем разделения труда [306] между органами и их последующей дифференциацией. Животное похоже на мастерскую, где изготавливается какой-то сложный продукт, а органы подобны рабочим. У каждого рабочего есть свой особый участок работы, в котором он становится настоящим экспертом; и готовый продукт производится быстрее и эффективнее благодаря сотрудничеству рабочих, каждый из которых квалифицирован в одном отделе, чем это было бы, если бы каждому рабочему приходилось производить все целиком. Применительно к организму этот принцип разделения труда означает дифференциацию отдельных функций, их локализацию в различных частях организма и их координацию для получения комбинированного результата.

Эта дифференциация функций подразумевает соответствующую дифференциацию органов, но именно функциональная дифференциация всегда играет ведущую роль. "Там, где в организм не было внедрено разделение труда, должна существовать большая простота структуры. Но точно так же, как единообразие в функциях различных частей тела подразумевает единообразие в их строении, так и разнообразие функций должно сопровождаться особенностями строения; и, как следствие, также должно увеличиваться количество разнородных частей и увеличиваться сложность машины" (стр. 463). Поскольку функция предшествует форме, не всегда существует специальный орган для каждой функции. "Серьезной ошибкой является вера в то, что

определенная функция может выполняться только одним и тем же органом. Природа может достигать желаемого результата различными путями, и когда мы смотрим вниз по животному царству от высших форм к низшим, мы видим, что функция не исчезает даже тогда, когда специальный инструмент, предусмотренный для этой цели у высших типов, перестает существовать" (стр. 470).

Природа, твердо придерживаясь закона экономии, даже не всегда создает новый орган для новой функции; она может просто приспособить недифференцированную часть к особым функциям или даже преобразовать для других целей уже специализированный орган (стр. 464). Так, например, функция дыхания у низших животных распределена безразлично по всей поверхности тела, и только по мере развития организации она локализуется в особых органах, таких как жабры. Теперь предположим, что природа желает приспособить рыбу, которая дышит жабрами, к жизни в воздухе; она не создает орган специально для этой цели, но использует влажную жаберную камеру (например, у *Anabas scandens*), модифицируя ее определенным образом, чтобы рыба могла использовать содержащийся в ней кислород. Но это легкое с жаберной камерой в лучшем случае является импровизацией, и когда она доходит до более определенно наземных амфибий, Природа отказывается от попытки использовать жаберную камеру в качестве легкого и создает новый орган, настоящее легкое позвоночного, специально приспособленное для вдыхания воздуха (стр. 475).

Но какие бы средства ни использовала Природа, ее цель всегда одна и та же — специализировать, дифференцировать, производить разнообразие из единообразия.

Дифференциация не только повышает уровень организации; обычно она также направлена на адаптацию к определенным жизненным привычкам, и это, пожалуй, самая плодотворная причина разнообразия. Повсюду мы находим животных, специализирующихся на адаптации к окружающей среде - к жизни в воздухе, воде или на суше, — и многие из их наиболее разительных различий обусловлены этой причиной. Но адаптация может также способствовать сокращению разнообразия, поскольку неизбежно возникает множество случаев параллельной адаптации или конвергенции. Таким образом, мы получаем необычайный параллелизм между семействами сумчатых и отрядами плацентарных, [307] замечательное сходство между органами дыхания наземных крабов и дышащих воздухом рыб - упомянем только два из огромного числа аналогичных фактов.

Последняя причина разнообразия, которую приводит Милн-Эдвардс, - это то, что он называет "заимствованием" особенностей структуры у другой систематической группы. Таким образом, "среди рептилий черепахи, по-видимому, позаимствовали у птиц некоторые из своих характерных черт организации; а среди зауроидных рыб рыбообразный тип, по-видимому, находился под влиянием типа, от которого произошли рептилии" (стр. 479). Так много загадок, которые чуть позже стимулировали изобретательность эволюционистов!

Таковы, следовательно, были факторы, которые Милн-Эдвардс счел достаточными для объяснения богатого разнообразия форм животных. Мы не можем придумать ничего лучше, чем процитировать его собственное краткое изложение своей доктрины: "Итак, подводя итог, можно сказать, что большие различия, привнесенные Природой в строение животных, по-видимому, существенно зависят от существования определенного числа общих планов или отдельных типов, от совершенствования в различной степени либо целого, либо частей каждого из этих структурных планов, от адаптации каждого типа к различным условиям

существования и от вторичного подражания чужеродным типам некоторыми производными каждого конкретного типа" (стр. 480).

Мы подчеркнули тот факт, что Милн-Эдвардс ставил функцию выше формы, поскольку это признак истинного кювье. Вместе с этим уходит вера в то, что Природа формирует новые части для удовлетворения новых потребностей, что она не ограничена, как думал Жоффруа, определенным количеством "материалов организации", но может производить другие при необходимости. Кювье, например, утверждал, что многие мышцы и даже кости рыб были присущи только им и не имели гомологов у других позвоночных, будучи созданы природой для особых целей. [308] Точно так же Йоханнес Мюллер, который во многих отношениях, и не в последнюю очередь в своем здравом витализме, был последователем традиции кювье, признал, что многие сложные хрящи черепа циклостомов были специально сформированы для важной функции сосания и не имели аналогов у других рыб. [309]

Точно так же эмбриологи после Кювье часто сталкивались со случаями специального формирования частей тела для удовлетворения временных потребностей. Таким образом, Райхерт интерпретировал "небную" и "крыловидную кости", которые образуются во рту личинки тритона в результате слияния конических зубов, как особые приспособления, позволяющие маленькой личинке вести плотоядный образ жизни. [310]

Вскоре после публикации "*Введения в женскую зоологию*" Милна-Эдвардса (1851) появилась книга Х. Г. Бронна, в которой был предложен очень похожий анализ органического разнообразия. Любопытно было то, что Бронн подошел к проблеме с совершенно иной точки зрения, с точки зрения, действительно, *натурфилософии*. Of this the title of the book is itself sufficient proof—*Morphologische Studien über die Gestaltungs-gesetze der Naturkörper überhaupt und der organischen insbesondere* (Leipzig and Heidelberg, 1858). [311] Связь органической и неорганической форм характерна; также много говорится в книге Урстоффе и Уркрефте, но в основе *натурфилософии* мы можем проследить ту же Кювье трактовку формы и увидеть, как выкристаллизовываются законы прогрессивного развития, которые имеют немалую аналогию с законами, установленные Милном-Эдвардсом.

Согласно Бронну, идеальной фундаментальной формой растения является яйцевидная или стробилоидная [312] тело растения тянется в двух направлениях в поисках пищи — к солнцу и к земле. Животные отличаются от растений тем, что наделены чувственностью и подвижностью (ср. Аристотеля и Кювье), и именно эта характеристика придает им их отличительную форму. Основные типы животных форм — аморфозои, актинозои и гемисфенозои — по сути, являются адаптациями к определенным способам передвижения. Животные либо неподвижны, либо они движутся во всех направлениях без привязки к какой-либо определенной оси, либо они движутся в одном главном направлении.

К аморфным, или бесформенным животным, относятся многие простейшие и губки; они не имеют типичной формы, и большинство из них сидячие. К актинозоям относятся такие животные, как чешуекрылые, которые неподвижны, и иглокожие, которые имеют центральную точку и движутся безразлично вдоль любой радиальной оси; их форма отличается от стробилоидной главным образом радиальной, а не спиральной симметрией. К Hemisphenozoa, или двусторонне симметричным животным, относятся все те, которые обычно движутся вперед; у них есть передний и задний концы, дорсальная поверхность и брюшная, а рот, органы чувств и

"мозг" сосредоточены на переднем конце, образуя голову, - все это является прямой адаптацией к этому движению вперед; они составляют подавляющее большинство животных.

Однако фундаментальные формы живых существ - это всего лишь несколько тем, из которых сплетается множество дальнейших вариаций под действием законов, управляющих деталями органического разнообразия. Эти дополнительные законы могут быть сведены к четырем основным разделам. Согласно первому закону, существуют определенные фундаментально различные структурные типы, которые отличаются друг от друга своей основной формой, количеством систем органов и количеством гомотипических органов, которыми они обладают, но главным образом относительным расположением органов друг к другу (принцип связей). Форма и связи нервной системы имеют особое значение при различении типов (ср. Кювье). Вторым фактором разнообразия органических форм является действие определенных законов прогрессивного развития [313] (*Entwicklungsgesetze*), которые имеют такое же отношение к развитию животного царства, какое законы индивидуального развития имеют к развитию эмбриона, поскольку органы появляются у различных серий животных во многом в том же порядке и манере по мере своего развития. в индивидууме. Этими законами являются (1) прогрессивная дифференциация функций и органов; (2) численное сокращение последовательно повторяющихся частей; (3) концентрация функций и их органов в определенных частях тела; (4) централизация систем органов и их частей, так что они становятся зависимыми от одного центрального органа; (5) интернализация "благороднейших" органов, если они не обязательно являются внешними, и (6) увеличение размера целого или частей. Из них закон дифференциации, безусловно, является наиболее важным, а большинство остальных в некотором смысле являются лишь частными случаями этого фундаментального закона. Этому закону дифференциации обязано увеличение сложности или совершенства организации, которое демонстрируют все серии животных. Сам Бронн признавал большое сходство этого закона прогрессивной дифференциации с принципом разделения труда Милна-Эдвардса; однако он, по-видимому, пришел к нему независимо.

Третьим фактором, определяющим разнообразие форм, по мнению Бронна, является адаптация к окружающей среде, или, точнее, функциональная реакция на окружающую среду. Бронн дает превосходный отчет об адаптационных модификациях и обращает внимание, как и Милн-Эдвардс, на многочисленные аналогии структуры, которые вызывает адаптация. Он развивает интересную точку зрения о том, что существует некоторая связь между классификационными группами и адаптационными формами, особенно такими, которые связаны с функцией локомоции: "На основе общего характерного метода локомоции выделяют целые или почти целые подтипы (Нехарода), классы (млекопитающие и рептилии, птицы, рыбы, брюхоногие, птероподы, плеченогие, мшанки, коловратки, медузы, полипы, губки), подклассы (подвижные и неподвижные пластинчатокрылые, иглокожие, ходячие и плавающие ракообразные, паразитические и свободноживущие черви и т. Д.), Часто, однако, только отряды и довольно небольшие группы (змеи, угри, летучие мыши, сепии, медузы и т. Д.)" (стр. 141).

Характерным для сороковых и пятидесятих годов было то, что трансцендентальная анатомия, наряду с натурфилософией, несколько вышли из моды, их ложные упрощения и преждевременные обобщения были затоплены потоком новых открытий. Несколько стойких сторонников действительно придерживались трансцендентальных взглядов. Мы уже обсуждали морфологическую систему, созданную Ричардом Оуэном в конце сороковых годов, систему, трансцендентальную в своих основных чертах. Мы видели, что позвоночная теория черепа все

еще поддерживалась в пятидесятых годах такими людьми, как Райхерт и Келлиker, и мы находим Дж. В. Каруса в 1853 году [314], считающего ее почти окончательно доказанной. [315]

Мы также можем упомянуть работу Л. Агассиса о принципах классификации, демонстрирующую явные признаки влияния трансцендентальных идей. [316] И Серр, который был главным учеником Жоффруа, ни на йоту не отрекся от своей доктрины перепросмотра, но время от времени подтверждал и расширял ее, и особенно в пространственных мемуарах, опубликованных в 1860 году. [317] Но в целом мы можем сказать, что чистая морфология в жоффруа или окенианском смысле постепенно дискредитировалась. Любопытным свидетельством этого является тот факт, что не только идея, но и само слово "Архетип" стали воспринимать с подозрением. Таким образом, даже Дж. В. Карус, имевший большое сходство с трансценденталистами, писал об архетипе позвоночных (который он почти целиком перенял у Оуэна): "Здесь можно заметить, что эта схема может использоваться в качестве методологического пособия, но ее не следует ставить на передний план" (*цит. по.*, стр. 395). Хаксли, который определенно был последователем фон Бэра, был гораздо более откровенен в отношении идеальных типов. В важных мемуарах по общей анатомии брюхоногих и головоногих моллюсков, [318] он поставил перед собой задачу свести все их сложные формы к одному типу. Подводя итог, он пишет: "Из всего, что было сказано, я думаю, что теперь возможно сформировать представление об архетипе головоногого моллюска, и я прошу понять, что, используя этот термин, я не имею в виду какие-либо реальные или воображаемые "идеи", на основе которых моделируются формы животных. Все, что я имею в виду, - это концепция формы, воплощающей наиболее общие положения, которые могут быть утверждены относительно головоногого моллюска, находящейся в таком же отношении к ним, как диаграмма к геометрической теореме, и, подобно ей, одновременно воображаемой и истинной" (*и.*, стр. 176). Опять же, в своей крунианской лекции по теории черепа позвоночных он замечает, что общую схему черепа можно было бы легко дать. "Нет ничего плохого, - продолжает он, - в том, чтобы назвать такую удобную диаграмму "Архетипом" черепа, но я предпочитаю избегать слова, коннотация которого в корне противоречит духу современной науки" (*Научные мемуары*, том i, стр. 571).

Поучительно обнаружить, что между Серресом и Милн-Эдвардсом существовал тот же антагонизм, что и между фонБэром и немецкими трансценденталистами. Милн-Эдвардс был постоянным критиком закона параллелизма, который Серрес продолжал отстаивать с небольшими изменениями более тридцати лет, точно так же, как фон Бэр был критиком той формы доктрины, которая была распространена в начале века. Еще в 1833 году Милн-Эдвардс в своих исследованиях развития ракообразных, [319] независимо от фон Бэра, Милн-Эдвардс пришел к выводу, что развитие всегда шло от общего к особенному; что признаки класса появляются раньше признаков семейства, родовые признаки - раньше специфических. В интересной статье, опубликованной в 1844 году, [320] он обсудил связь этого закона развития с проблемами классификации и пришел к результатам, почти идентичным тем, которые были изложены фон Бэром в его Пятой работе.

Подобно фон Бэру, он полностью отвергал теорию параллелизма и доктрину масштаба существ; подобно фон Бэру, он считал, что тип организации, которого существует несколько, проявляется на самых ранних стадиях и становится все более специализированным в ходе дальнейшего развития; подобно фон Бэру, он также набросал классификацию, основанную на эмбриологических признаках.

Эти взгляды получили дальнейшее развитие в его книге 1851 года, а также в его *Репорте* 1867 года.

Они привели его к конфликту с его коллегой по Академии наук Этьеном Серром, который в ряде статей, опубликованных в тридцатые и сороковые годы, [321] и особенно в своих обширных мемуарах 1860 года, все еще придерживался теории параллелизма и доктрины абсолютного единства типа. Его мемуары 1860 года показывают, насколько полностью Серр находился под властью трансцендентальных идей. Многие из этого действительно восходит к Окену. "Царство животных, - пишет он, - может рассматриваться во всей его полноте как единое идеальное и сложное существо" (стр. 141). Его взгляды стали немного более сложными с тех пор, как он впервые изложил их в 1827 году, и он был вынужден в некоторых отношениях изменить строгость своей доктрины. Но он по-прежнему твердо придерживается главного тезиса трансцендентализма - абсолютного единства плана всех животных, как позвоночных, так и беспозвоночных, [322] постепенное совершенствование организации от монады до человека, повторение в эмбриогенезе высших животных "зоогенеза" низших.

Однако он признавал, что идея простого масштаба существ является лишь абстракцией и что истинное повторение касается органов, а не организмов. Он был готов даже признать, по крайней мере на более поздних страницах своих мемуаров, что, возможно, существует не одна серия животных, а несколько параллельных серий, как предположил Исидор Жоффруа Сент-Илер (стр. 749). В целом, его взгляды сейчас менее догматичны, чем в его более ранних работах, но, тем не менее, они не претерпели существенных изменений. Ибо, подводя итог своим основным результатам, он пишет: "Все животное царство в идеале можно в какой-то мере рассматривать как единое животное, которое в ходе формирования и метаморфозы в своих разнообразных проявлениях то тут, то там приостанавливает свое собственное развитие и, таким образом, определяет в каждой точке прерывания самим достигнутым им состоянием отличительные признаки типов, классов, семейств, родов и видов" (стр. 833). [323]

Чтобы разрешить спор, продолжающийся между двумя ее наиболее выдающимися членами, Академия предложила в 1853 году в качестве предмета одной из своих премий "положительное определение сходства и различий в сравнительном развитии позвоночных и беспозвоночных". В следующем году Леребулле представил мемуары [324], которые получили одобрение Академии в том, что касается изложения фактов, но, по их мнению, требуют уточнения в своей теоретической части. Но даже в этих мемуарах Леребулле смог показать, что баланс свидетельств в значительной степени говорит в пользу взглядов Милна-Эдвардса, и его общие выводы в 1854 году заключались в том, что "при наличии таких фундаментальных различий человек вынужден отказаться от идеи одного-единственного плана в формировании животных; в то время как, напротив, существование различных планов или типов ясно демонстрируется всеми фактами" (стр. 79). Чтобы выполнить требования Академии, Леребулле продолжил свою работу, и в 1861-63 годах он опубликовал серию подробных монографий [325] по эмбриологии форели, ящерицы и прудовой улитки *Lymnaea*, и завершил свою работу полным обсуждением [326] из затронутых теоретических вопросов. В этом взвешенном и авторитетном суждении он полностью опроверг теории Серра о единстве плана и единстве генетического формирования. За исключением самых ранних стадий оогенеза, нет реального сходства между развитием зоофита, моллюска, членистоногого и позвоночного, но каждое из них с самого начала характеризуется характеристиками своего типа. Низшие животные не являются и не могут быть постоянными эмбрионами высших животных. "Результаты, которые я получил, - пишет он, -

диаметрально противоположны теории зоологических рядов, состоящих из стадий возрастающего совершенства, теории, которая пытается продемонстрировать в эмбриональных фазах высших животных повторение форм, характеризующих низших животных, и которая привела к утверждению, что последние являются постоянными зародышами первых. Эмбрион позвоночного с самого начала демонстрирует тип позвоночного и сохраняет этот тип на протяжении всего своего развития; он никогда не был и не может быть ни моллюском, ни суставчатым" (хх, стр. 54).

"Мы вынуждены установить ... как общий результат наших исследований, существование нескольких типов и, следовательно, различных планов развития животных. Эти различные типы проявляются с самого начала эмбриональной жизни; следовательно, отличающие их признаки являются первичными, и мы можем сказать вместе с М. Милн-Эдвардсом, что *все указывает на то, что различие, установленное Природой между животными, принадлежащими к разным типам, является первичным различием*" (стр. 58).

Более поздние исследователи подтвердили и расширили работу фон Бэра и в других направлениях — особенно в тех ее частях, которые имели отношение к теории зародышевого слоя и концепции гистологической дифференцировки. Его теория зародышевого слоя была принята в ее основных чертах Ратке, Бишоффом и Леребулле и применена ими ко множеству новых фактов, которые они обнаружили. Ратке, в частности, был твердым сторонником этой доктрины и широко использовал ее в своих трудах. [327] Еще до публикации книги фон Бэра он интерпретировал в терминах теории зародышевого слоя, изложенной его другом Пандером, расщепление бластодермы, которое происходит на ранних этапах развития *астакуса*, в результате чего образуются серозный и слизистый слои, один внутри другого - подобно оболочкам лука, если использовать его собственное выразительное выражение. . [328]

Оригинальное применение теории Пандера-Бэра было сделано Хаксли, который сравнил внешний и внутренний клеточные слои, составляющие основу кишечника, с серозным и слизистым слоями зародышей позвоночных. [329] Он, правда, делал упор скорее на физиологическое, чем на морфологическое сходство. "Полная идентичность структуры, - пишет он, - связывает "основные оболочки" медузы с соответствующими органами в остальной серии; и любопытно отметить, что повсюду внешняя и внутренняя оболочки, по-видимому, находятся в таком же физиологическом отношении друг к другу, как серозный и слизистый слои зародыша; внешняя развивается в мышечную систему и дает начало органам нападения и защиты; внутренняя, с другой стороны, по-видимому, более тесно служит целям питания и размножения" (стр. 24). Фон Бер уже намекал на эту гомологию во втором томе своего *труда* *Entwicklungsgeschichte* (1837), где он говорит о разделении бластодермы цыпленка на два слоя. "Однако изначально нет двух отдельных слоев, скорее, это две поверхности зародыша, которые демонстрируют эту дифференциацию, точно так же, как полипы демонстрируют тот же контраст внешней поверхности и внутренней пищеварительной поверхности. Между двумя слоями в нашем зародыше, как и в полипе, находится безразличная масса" (стр. 67). Термины эктодерма и энтодерма были введены Аллманом [330] в 1853 году для обозначения двух клеточных слоев в Hydrozoa.

Ремак - второе великое имя в истории теории зародышевого слоя. У него было большое преимущество перед фон Бэром в том, что он мог использовать клеточную теорию для

интерпретации формирования зародышевых листков. Микроскопическая техника также была значительно усовершенствована с 1828 года. [331]

Величайшая заслуга Ремака заключалась в том, что он поставил теорию зародышевого слоя в прямую связь с клеточной теорией, продемонстрировав клеточную преемственность от яйцеклетки до ткани и показав, что каждый зародышевый слой обладает отличительными гистологическими характеристиками. Едва ли менее важным было его четкое выделение "среднего слоя" как отдельного и отчетливого слоя зародыша. Именно он ввел современную концепцию мезодермы и прояснил путаницу, в которой Пандер и фон Бер оставили органы, образованные между серозным и слизистым слоем. Средний слой Ремака отличался от нечетко определенного "сосудистого слоя" Пандера; он включал и объединял с новой точки зрения "сосудистый" и "мышечный" слои фон Бэра.

Согласно Ремаку, в неинкубированной бластодерме цыпленка есть [332] два клеточных слоя, из которых самый нижний впоследствии разделяется на два. Таким образом, образуются три слоя — верхний, средний и нижний. Верхний слой дифференцируется на костномозговую пластинку и эпидермическую пластинку (*Хорнблатта* Ремака) и дает начало костномозговой трубке со всеми ее отходами и коже со всеми ее производными и карманами. Он формирует такие разнообразные структуры, как головной и спинной мозг, глаза, уши, рот, волосы, перья, ногти, потовые и слезные железы и так далее. Все эти части прямо или косвенно связаны с ощущениями, и верхний зародышевый слой может быть соответственно назван *сенсорным* слоем. Нижний слой дает начало эпителию и собственно ткани пищеварительного тракта и его производных, таких как печень, легкие, поджелудочная железа, почки, щитовидная железа, тимус и т.д. Все эти части вовлечены в процессы ассимиляции и диссимиляции, и нижний слой, соответственно, можно назвать *трофическим* слоем. Итак, между верхним, или сенсорным, слоем и нижним, или трофическим, слоем существует, несмотря на их очень разные функции, близкое гистологическое сходство, поскольку оба они по существу являются эпителиальными слоями. Сходство особенно сильно, если мы сравним нижний слой с *Хорнблаттом* верхнего слоя — оба состоят из эпителиальной ткани и ее производной, железистой ткани, и не образуют ни сосудов, ни нервов. Средний слой, напротив, образует нервы и мышцы, сосуды и соединительную ткань, а эпителий практически отсутствует. Он не образует все кровеносные сосуды без исключения (и поэтому не может быть назван *сосудистым* слоем), поскольку кровеносные сосуды центральной нервной системы, по всей вероятности, образуются из верхнего слоя. Точно так же он формирует не все нервы и мышцы — зрительные и слуховые нервы, а также нервы и мышцы радужной оболочки, вероятно, возникают в верхнем слое. Но, несмотря на эти исключения, его общий гистологический характер настолько хорошо определен, что его можно противопоставить двум другим слоям, поскольку он является преимущественно слоем, образующим мышечную, нервную, сосудистую и соединительную ткань. Ввиду его функциональной значимости его можно назвать *двигательным* слоем, или лучше, поскольку он образует также половые железы, *двигательно-зародышевым* слоем. Средний слой в начале своей истории имеет разделение на спинные пластинки (*Urwirbelplatten*) и вентральные пластинки (*Seitenplatten*). Первые проявляют характерную прото-позвоночную сегментацию почти сразу после того, как они сформированы, вторые расщепляются, образуя плевро-перитонеальную или полость тела. Ремак описывает последний процесс следующим образом: "В области туловища, где для произвольных исполнительных органов становится необходимой большая независимость от судьбы пищеварительного канала и его пристроек, вентральные пластинки подвергаются процессу расщепления, приводящему к образованию

чувствительной части кожного покрова (*Hautplatten*), мышечной части пищеварительной трубки (*Darmfaserplatten*) и материнской ткани генеративных органов (*Mutterplatten*). Из *Hautplatten* развиваются зачатки конечностей, причем спинные пластинки, по-видимому, не принимают в этом никакого участия" (стр. 79).

Его *Дармфазерплаттен* образуют нервную и мышечную ткань пищеварительного тракта и зависимых от него органов, а также сердце; *верхние* Платтен образуют общую стенку тела (за исключением кожи) и придатков. У эмбриона они выстилают амниотическую полость. Скелет и периферические нервы полностью берут начало в среднем слое.

Концепция Ремака об отношениях трех зародышевых листков друг к другу и к полости тела хорошо проиллюстрирована на рис. 12.

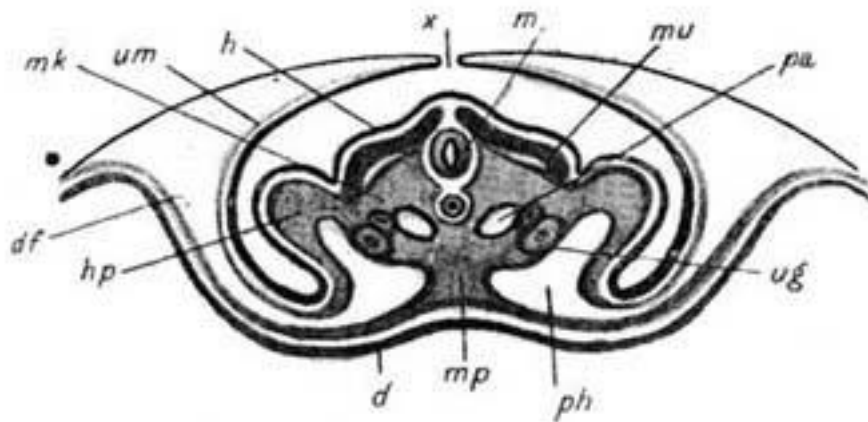


Рис. 12. Поперечный разрез куриного эмбриона. (После переделки.)

h.	Эпидермис.	hp.	} "Верхняя пластина"	x.	Край амниотической складки.
m.	Спинальный мозг.	и		ph.	Плевро-Перитонеальная полость.
му.	Дорсальная пластинка.	ум.			
ug.	Пронефральный проток.	мп.	"Миттельплатте"	д.	Эпителий пищеварительного тракта.
па.	Корень аорты.	df.	"Дармфазер платт".		

В своей теории зародышевого слоя Ремак придерживается скорее гистологической точки зрения, чем морфологической. Различие, которое он проводит между сенсорным и трофическим слоями, с одной стороны, и моторно-зародышевым слоем - с другой, носит исключительно гистологический характер. Большая часть его книги, действительно, посвящена изучению гистогенеза различных органов тела; он стремится главным образом раскрыть роль, которую играет каждый зародышевый слой в формировании каждой ткани и органа.

Его обобщение о том, что два зародышевых листка дают начало исключительно или почти исключительно одному виду ткани, вызвало большой интерес в то время и дало направление гистогенетическим исследованиям на целый ряд лет, хотя в конце концов оказалось недостаточно обоснованным.

Хотя теория зародышевого слоя Ремака, таким образом, имела преимущественно гистологическую направленность, она заложила основные направления современной морфологической обработки зародышевых слоев.

[293] *Эмбриология сальмонов*, 1842.

[294] *Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre*, Berlin, 2nd ed. 1859; Eng. trans., by Chance, 1860.

[295] *Арка. дорожка. Anat. Физика.*, vii., стр. 1-39 (1854).

[296] *Bericht über die Fortschritte der mikroskopischen Anatomie im Jahre 1854*. Müller's Archiv, 1855. См. также 1856 год.

[297] *Hndb. d. Physiol.*.

[298] Смотрите ответ Лейкарта на критику Людвиг в *Zeit. f. wiss. Зоол.*, ii., стр. 271, 1850.

[299] Лейпциг, 1853.

[300] *Сувениры натуралиста*, 2 тома., Париж, 1854. Англ. Пер. как *Прогулки натуралиста по берегам Франции, Испании и Италии*, 2 тома., 1857.

[301] Милн-Эдвардс позже опубликовал классический учебник по сравнительной анатомии и физиологии — "*Уроки физиологии и сравнительной анатомии*", 14 томов., Париж, 1857-80.

[302] Париж, 1834-40. Три тома *Сюит для Буффона*.

[303] Париж, 1865. Два тома *Сюит для Буффона*.

[304] *U. d. Metamorphose der Ophiuren* и . Seeigel., Berlin, 1848. *U. d. Metamorphose der Holothurien u. Asterien.*, Berlin, 1851.

[305] Поскольку я не смог получить копию *Введения*, следующие отрывки взяты из *Репорта* 1867 года, где Милн-Эдвардс дает полное изложение своей доктрины, иногда словами оригинала.

[306] Этот принцип был впервые разработан Милном-Эдвардсом в 1827 году в *классическом историческом словаре. naturelle*. Вероятно, это было подсказано ему его исследованиями ракообразных, среди которых этот принцип так прекрасно иллюстрируется концентрацией и специализацией придатков и ганглиозной цепи.

[307] Изучен Исидором Жоффруа Сент-Илером в его статье *Параллельная классификация млекопитающих*, *C. R. Acad. Sci.*, XX., 1845. Отмечено Кювье, "*Раннее животное*"., i, стр. 171, 1817, также де Бленвилем.

[308] Кювье и Валансьен, *История. нац. des Poissons*, i., p. 550, 1828.

[309] Миксиноиден, т. И. Абх. к. акад. Вусс. Берлин за 1834 год, стр. 100, 110, 179 и др.

[310] Вергл. Entw. Kopf. nackt. Amphibien, p. 101, 1838.

[311] Я не видел сопутствующий том по палеонтологическому прогрессу, *Унтеры. ü. d. Entwicklungsgesetze der organischen Welt während der Bildungszeit unserer Erdoberfläche*, Stuttgart, 1858.

[312] "Стробилоид" из-за его спирального развития. Примерно в это время теория спирального роста растений сыграла важную роль в ботанической морфологии.

[313] Ср. Принцип прогрессивной эволюции Меккеля, *выше*, стр. 93.

[314] Система дифференциальной морфологии, стр. 33, 457. Also C. Bruch, *Die Wirbeltheorie des Schädels, am Skelette des Lachses geprüft*, Frankfort-on-Main, 1862.

[315] Во Франции теорию позвоночника отстаивал Лавокат в своей работе "*Новое сравнение остеологии наедине с домашними животными*", Тулуза, 1864. Похоже также, что Лаказ-Дютье твердо придерживался этого даже в 1872 году — *Arch. zool. exp. gén.*, i., стр. 51, 1872.

[316] Эссе по классификации, Бостон, 1857, Лондон, 1859. Он считал классификационные категории категориями мысли Творца и, следовательно, естественными, а ни в коем случае не простыми условностями.

[317] "Principes d'Embryogénie, de Zoogénie et de Teratogénie," *Mém. Acad. наук.*, xxv., стр. 1-943, pls. xxv., 1860.

[318] "О морфологии головоногих моллюсков", *Фил. Пер.*, 1853, *Научные мемуары*, i, стр. 152-92.

[319] "Observations sur les changements de forme que les divers Crustacés éprouvent," *Ann. Sci. nat.* (1) xxx., стр. 360, 1833.

[320] "Considérations sur quelques principes relatifs à la classification naturelle des animaux," *Ann. Sci. nat.* (3) i., стр. 65, 1844.

[321] *Выше*, стр. 79-83. Also *Précis d'anatomie transcendante, principes d'organogénie*, Paris, 1842.

[322] Инверсия органов позвоночных по сравнению с беспозвоночными обусловлена обратным положением эмбриона относительно желтка! (стр. 821-6).

[323] Стоит отметить, что Серрес провозгласил "закон симметрии", согласно которому эмбрион образуется путем соединения двух его симметричных половинок — закон, который напоминает "теорию сращения" Его самого и некоторых современных эмбриологов.

[324] "Embryologie comparée du Brochet, de la Perche, et de l'Ecrévisse," *Ann. Sci. nat.* (4), i., стр. 237, 1854; ii., стр. 39, 1854. *Память. Savans étrangers*, xvii.

[325] *Ann. Sci. nat.* (4) xvi., стр. 113, 1861; xvii., стр. 88, 1862; xviii., стр. 5, 1862; xix., стр. 5, 1863.

[326] xx., стр. 5, 1863.

[327] Особенно в его работах "*Бленниус*" (1833) и "*Намтер*" (1839).

[328] В "предварительном уведомлении" к его статье о раках —*Isis*, стр. 1093-1100, 1825.

[329] "Об анатомии и родстве семейства Медуз", *Фил. Пер.*, 1849; *Научные мемуары*, i, стр. 9-32.

[330] *Фил. Пер.*, cxliii., стр. 368, 1853.

[331] Принцип ахроматизма был открыт (Фраунгофером) и ахроматические микроскопы были представлены в начале 19 века. Вскоре после этого в моду вошло использование химических реагентов, таких как уксусная кислота и различные отверждающие жидкости. Й. Мюллер, по-видимому, был одним из первых, кто осознал их важность. Ремак сам изобрел одну или две фиксирующие и твердеющие смеси (стр. 87, 127, 1855), которые позволили ему вырезать превосходные срезы для рук. Секционные станки были изобретены позже (В. Хенсен, 1866, Его же, 1870).

[332] *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere*, folio, pp. xxxvii + 195, 12 plates, Berlin, 1850-1855.

ГЛАВА XIII

ОТНОШЕНИЕ ЛАМАРКА И ДАРВИНА К МОРФОЛОГИИ.

Примечательно, что морфология принимала лишь очень незначительное участие в формировании теории эволюции. Когда вспоминаешь, какие мощные аргументы в пользу эволюции можно извлечь из таких фактов, как единство плана и композиции и закон параллелизма, с удивлением обнаруживаешь, что теорию эволюции основали вовсе не морфологи.

Это правда, что заметное сходство животных друг с другом, возможность организации их в систему, смутное представление о всеобъемлющем плане строения наводили многие умы на мысль, что систематическое сходство может быть обусловлено кровным родством. Таким образом, Лейбниц считал, что кошачье племя, возможно, произошло от общего предка, [333] а другой великий философ, Иммануил Кант, руководствуясь своим пониманием единства типа, предположил, насколько возможно, происхождение всего органического царства от одной родительской формы или даже, в конечном счете, от неорганической материи. В ходе своего виртуозного обсуждения механизма и телеологии, [334] он пишет: "Согласие стольких родов животных в определенной общей схеме, которая, по—видимому, является фундаментальной не только в строении их костей, но и в расположении их остальных частей — так что при замечательной простоте первоначального очертания огромное разнообразие видов было получено путем объединения". укорочение одного члена и удлинение другого, инволюция этой части и эволюция той - позволяет лучу надежды, каким бы слабым он ни был, проникнуть в наши умы, что здесь что-то может быть достигнуто с помощью принципа механизма Природы (без которого не может быть естествознания в целом). Эта аналогия форм, которые при всех их различиях, по-видимому, были произведены в соответствии с общим исходным типом, усиливает наши подозрения в действительном родстве между ними при их происхождении от общего предка посредством постепенного приближения одного рода животных к другому — от тех, в которых принцип целей, по-видимому, наиболее достоверен, т.е., от человека к политу, к

а затем от него к мхам и лишайникам и, наконец, к низшей заметной нами стадии Природы, а именно к грубой материи ". [335]

Точно так же эволюционизм Бюффона был выдвинут его исследованием структурного сходства животных, а Эразм Дарвин в своей "*Зоономии*" (1794) выдвинул в качестве одного из сильнейших доказательств эволюции "существенное единство плана у всех теплокровных животных". [336]

Но, как показывает исторический факт, ни один морфолог, даже Жоффруа, не вывел из фактов своей науки какой-либо всеобъемлющей теории эволюции. На додарвиновских морфологов сравнительно мало повлияли теории эволюции, распространенные в их время, и именно в лице анатома Кювье и эмбриолога фон Бэра ранние эволюционисты нашли своих самых бескомпромиссных противников.

Говоря в целом, и исключая на данный момент теорию Ламарка, мы можем сказать, что теории эволюции 18-го и 19-го веков возникли в связи с трансцендентальным понятием *Échelle des êtres*, или шкалы совершенства. Это понятие, играющее столь важную роль в философии Лейбница, было очень общепринятым примерно в середине 18 века и получило полное и даже преувеличенное выражение у Бонне и Робине. Это также повлияло на Бюффона. К началу 19 века эта идея была с энтузиазмом подхвачена трансцендентальной школой, и они придали в своих теориях о "едином животном" более морфологический оборот. Их теория перепросмотра была неотъемлемой частью одной и той же общей идеи.

Становится понятно, как легко понятие эволюции могло возникнуть в умах, наполненных мыслью об идеальном продвижении всего органического царства к его венцу и микрокосму - человеку. Их теория перепросмотра привела их к пониманию эволюции как истории развития единого великого организма. [337] Многие из них колебались между концепцией эволюции как идеального процесса, как *Мирового искусства*, и концепцией ее как исторического процесса. Боннет, Окен и большинство трансценденталистов, похоже, выбрали первую альтернативу; Робине, Тревиранус, Тидеман, Меккель и несколько других считали эволюцию реальным процессом.

Мы уже приводили в предыдущих главах [338] кратко отметили связь одной или двух теорий трансцендентальной эволюции с морфологией, и здесь о них можно сказать немногим больше. Они практически не оказали влияния ни на морфологическую теорию, ни на биологию в целом. [339] Иначе обстоит дело с теорией Ламарка, которая, хотя и оказала незначительное влияние на биологическую мысль при жизни своего автора и долгое время после нее, все еще остается в наши дни живой и развивающейся доктриной.

Близость Ламарка к трансценденталистам была во многих отношениях близкой, но он существенно отличался тем, что был прежде всего систематиком. В его творчестве также не прослеживается прямого влияния немецких трансценденталистов — его духовными предками являются люди его собственной расы, материалисты Кондильяк и Кабанис, а также Бюффон, чьим другом он был. Идея о градации всех животных от низших к высшим всегда присутствовала в сознании Ламарка и связывает его, возможно, через Бюффона, со школой Бонне. Идея *Высшей школы искусств* имела для него гораздо меньшую морфологическую направленность, чем даже для трансценденталистов, поскольку у него почти полностью отсутствовало понимание морфологии. Научная деятельность Ламарка, в отличие от его

спекулятивной работы, была исключительно систематической, и это была систематика очень высокого порядка. Он внес много реформ в общую классификацию животных. Он был первым, кто четко отделил ракообразных (1799), а чуть позже (1800) паукообразных от насекомых. Он привел к определенному порядку забытые племена беспозвоночных и написал то, что долгое время было стандартной работой по их систематике, — *"Историю природы животных без позвонков"* (1816-22). Его теоретическая работа по биологии содержится в трех публикациях: небольшой книге под названием *"Размышления об организации живых существ"* (1802), более крупном труде 1809 года *"Зоологическая философия"* и ввводном материале к его *"Животным без костей"* (том i, 1816).

Нелегко вкратце изложить биологическую философию Ламарка. Он малоизвестный писатель и часто противоречит самому себе.

В первой части *"Зоологической философии"* Ламарк в значительной степени занят проблемой того, действительно ли виды различны или же они незаметно переходят друг в друга. Как систематик с огромным опытом, Ламарк знал, как трудно на практике отличить виды от разновидностей. "Чем больше, - пишет он, - мы собираем произведений Природы, тем богаче становятся наши коллекции, тем чаще мы видим, что почти все пробелы заполнены и разделительные линии стерты. Мы оказываемся сведенными к произвольному определению, которое иногда заставляет нас хвататься за малейшие различия разновидностей и формировать из них отличительный характер того, что мы называем видом, а в других случаях заставляет нас рассматривать как разновидность определенного вида немного отличающихся особей, которые другие рассматривают как образующие отдельный вид". [340]

Для Ламарка, как и для Дарвина позже, главной проблемой была не эволюция и дифференциация типов строения, а способ происхождения видов.

Ламарк прилагает большие усилия, чтобы показать, насколько произвольны наши определения видов и насколько искусственны классификационные группы, которые мы выделяем в Природе. Строго говоря, в Природе существуют только индивиды, "... несомненно, что среди своих продуктов Природа в действительности не сформировала ни классов, ни отрядов, ни семейств, ни родов, ни постоянных видов, а только индивидов, которые сменяют друг друга и напоминают тех, кто их произвел. Итак, эти индивидуумы принадлежат к бесконечно разнообразным расам, которые переходят друг в друга во всех формах и на всех степенях организации, и каждая из которых сохраняет себя неизменной до тех пор, пока на нее не воздействует никакая причина изменения" (стр. 41).

Но в животном царстве существует естественный порядок, прогрессия от более простых организмов к более сложным, естественная *система поведения*.

Этот порядок проявляется в отношении друг к другу больших классификационных групп, поскольку они могут быть расположены последовательно от простейших к наиболее сложным примерно следующим образом:—

- | | | |
|---------------|---------------------|--------------------|
| 1. Инфузории. | 6. Паукообразные. | 11. Рыбы. |
| 2. Полипы. | 7. Ракообразные. | 12. Рептилии. |
| 3. Излучает. | 8. Кольчатые черви. | 13. Птицы. |
| 4. Черви. | 9. Усоногие. | 14. Млекопитающие. |

5. Насекомые. 10. Моллюски.

Но порядок Природы по существу непрерывен, и границы даже наиболее четко определенных из этих классов на самом деле искусственны — "если бы порядок природы был в совершенстве известен в каком-либо царстве, классы, которые мы были бы вынуждены установить в нем, всегда представляли бы собой полностью искусственные разделы" (стр. 45).

Точно так же меньшие классификационные группы представляют собой меньшие части единого уникального порядка Природы. Обратите внимание, что *Échelle* Ламарка никоим образом не является морфологической и не предназначалась для того, чтобы быть таковой. Это шкала возрастающей физиологической дифференцировки, и этапы ее отмечены приобретением того или иного нового органа (*ср.* Окен). "Наблюдение за их состоянием убеждает в том, что для того, чтобы производить их последовательно, Природа постепенно продвигалась от более простого к более сложному. Теперь природа, имея в виду реализацию плана организации, который позволил бы достичь величайшего совершенства (у позвоночных), плана, весьма отличного от тех, которые она была вынуждена сформировать в качестве предварительного условия для достижения этого, понимает, что среди множества животных необходимо встретить не единую систему организации, которая постепенно совершенствовалась, а разнообразные, совершенно различные системы, каждая из которых возникла в тот момент, когда впервые появился каждый первичный орган" (стр. 171).

Для Ламарка этот порядок Природы был не просто идеальным — природа действительно последовательно формировала классы, переходя от более простых к более сложным; она вызвала эту эволюцию, преобразовав примитивные виды животных, подняв их на более высокие уровни организации и модифицировав их в соответствии с окружающей средой, в которой они оказались.

Теория эволюции Ламарка очень подробно разработана в его "*Зоологической философии*", но изложение ее размыто и разрозненно; при изложении ее лучше следовать более сжато, зрелому и общему изложению, которое он дает во Введении к своей "*Истории природы животных без позвоночных*". [341] Ближе к началу Введения Ламарк излагает нам в нескольких кратких "Фундаментальных принципах" основные направления своей общей философии. Он убежденный материалист. Каждый факт и явление по сути своей физические и обязаны своим существованием или возникновением исключительно материальным телам или отношениям между ними. Все изменения и всякое движение в конечном итоге обусловлены механическими причинами. Каждый факт или явление, наблюдаемые в живом организме, являются одновременно физическим фактом или явлением и продуктом организации (стр. 19). Жизнь, мысль и ощущения не являются свойствами материи, а являются результатом определенных материальных сочетаний.

Его основательный материализм наиболее ясно проявляется в его отношении к живым существам в первых трех "Зоологических принципах и аксиомах", которые развиваются далее в книге.

Они заключаются в следующем:—"1. Ни один вид или частица материи не может обладать способностью двигаться, жить, чувствовать, думать или иметь идеи; и если вне человека мы наблюдаем тела, наделенные всеми или одной из этих способностей, мы должны рассматривать эти способности как физические явления, которые Природа смогла создать не

путем использования какого-то особого вида материи, которая сама обладает той или иной из этих способностей, но благодаря порядку и состоянию вещей, которые она установила в каждой организации и в каждой конкретной системе органов.

"2. Каждая способность животного, какой бы природы она ни была, представляет собой органическое явление и является результатом системы органов или органного аппарата, который ее порождает и от которого она неизбежно зависит.

"3. Чем выше развита способность, тем сложнее система органов, которая ее вырабатывает, и чем выше общая организация; тем труднее также становится понять ее механизм. Но способность, тем не менее, является феноменом организации, и по этой причине чисто физическим" (стр. 104).

Согласно этим "аксиомам" функция - это прямое механическое воздействие структуры.

Любопытно, что, несмотря на его общепризнанный материализм, концепция жизни и эволюции Ламарка глубоко психологична, и из конфликта его материализма и витализма (о котором он сам едва ли сознавал) проистекает большая часть неясностей и непреодолимого внутреннего противоречия его теории.

Ламарк разделил животных (психологически!) на три большие группы — апатичных или бесчувственных животных, животных, наделенных ощущениями, и разумных животных. Первая группа, к которой относятся все низшие беспозвоночные, отличается от других животных тем фактом, что их действия прямо и механически обусловлены возбуждениями окружающей среды; у них нет принципа реагирования на внешние воздействия, но они пассивно продлевают в действие возбуждения, которые они получают извне. Они просто *раздражительны*. Вторая группа отличается от первой тем, что они обладают, помимо раздражительности, силой, которую Ламарк называет *внутренним чувством*. Он испытывает некоторые трудности с точным определением того, что он под этим подразумевает: "У меня нет термина, чтобы выразить эту внутреннюю силу, которой обладают не только разумные животные, но и те, кто наделен просто способностью ощущать; это сила, которая, будучи приведена в действие чувством потребности, заставляет особь действовать немедленно, *т.е.*, в самый момент ощущения, которое она испытывает; и если особь принадлежит к тем, кто наделен интеллектом, она, тем не менее, действует в таком случае совершенно непреднамеренно и до того, как какая—либо умственная операция задействует ееволю" (стр. 24).

Это сила, которую мы называем инстинктом у животных (стр. 25), и она не подразумевает ни сознания, ни воли. Он действует, преобразуя внешние возбуждения во внутренние.

Ко второй группе животных, обладающих *внутренним чувством*, относятся высшие беспозвоночные, особенно насекомые и моллюски. Только животные, обладающие более или менее централизованной нервной системой, могут проявлять это *чувство*, или принцип (бессознательной) реакции на внешние раздражители.

Высшие животные, или четыре класса позвоночных, образуют группу "разумных животных". В силу своей более сложной организации они обладают в дополнение к *внутреннему чувству* интеллектом и волей.

Теперь, в общих чертах, теория эволюции Ламарка заключается в том, что новые органы формируются в прямой реакции на потребности (*besoins*), испытываемые *сентиментальным* *интер.* *Внутреннее чувство* является, следовательно, причиной не только инстинктивных действий, но и всех морфогенетических процессов. Воля и интеллект (которые присущи только относительно небольшому числу животных) имеют мало общего или вообще не имеют ничего общего непосредственно с эволюцией.

Чтобы понять, как развивается эволюционная теория Ламарка, мы должны вернуться к его концепции *Эшелона природы*. То, что он написал в "*Зоологической философии*", здесь повторяется в работе 1816 года с небольшими изменениями.

Наблюдается реальный прогресс от более простых организаций к более сложным; Природа постепенно усложняла свои создания, наделяя их новыми органами и, следовательно, новыми способностями.

Интересно отметить, что Ламарк прямо ссылается на Бонне (стр. 110), но отказывается принять его взгляд на *Эшель*, простирающуюся вплоть до неорганического. Однако, подобно Бонне, и подобно немецким трансценденталистам, Ламарк делает человека целью эволюции (стр. 116). Он совершенно ясно дает понять, что его *Эшель* является функциональной, поскольку он связывает позвоночных с моллюсками, даже прямо признавая, что они не связаны никакими структурными промежуточными звеньями (стр. 123). Он не впадает в ошибку трансценденталистов и не предполагает, что как позвоночные, так и беспозвоночные животные сформированы по одному общему плану строения.

Развитие организации, демонстрируемое животным царством, не было в целом регулярным и непрерывным: "Прогрессирование сложности организации показывает здесь и там, в общем ряду животных, аномалии, вызванные влиянием окружающей среды и приобретенными привычками" (*Phil. зоол.*, i, стр. 145).

Таким образом, в действительности действуют две причины, порождающие разнообразие организации, какой она нам представляется: одна имеет тенденцию вызывать регулярное увеличение сложности, а другая нарушает и разнообразит это регулярное продвижение.

Первую причину Ламарк называет жизненной силой (*pouvoir de la vie*); другую можно назвать влиянием обстоятельств (*Anim. s. Vert.*, стр. 134). Последней причине обязаны пробелы, тупиковые пути и сложности, которые демонстрирует простая в остальном шкала совершенства.

Для объяснения обоих этих аспектов эволюции Ламарк выдвинул в своем томе 1816 года четыре закона, которые гласят следующее:

"Первый закон. Жизнь своими собственными силами стремится постоянно увеличивать объем каждого тела, обладающего ею, и расширять размеры его частей до предела, который она устанавливает сама.

-Второй закон. Образование нового органа в теле животного является результатом возникновения и продолжения новой потребности и нового движения, которое эта потребность вызывает к жизни и поддерживает.

-Третий закон.—Степень развития органов и сила их действия всегда пропорциональны использованию этих органов.

"*Четвертый закон*. — Все, что было приобретено, запечатлено или изменено в организации индивида в течение его жизни, сохраняется поколением и передается новым индивидам, которые происходят от индивидуума, измененного таким образом" (стр. 151-2).

Организация имеет тенденцию к прогрессу главным образом, но не полностью, в силу первого из этих законов, и главным образом в силу второго и третьего, различие окружающей среды приводит к разнообразию организации. В силу четвертого закона достижения индивида становятся достоянием расы.

Изложение Ламарком своего первого закона о том, что жизнь стремится своими собственными силами расширять свой телесный инструмент, расплывчато и трудно для понимания. Несколько страницами ранее он уже объяснял, как первые организмы возникли путем самопроизвольного зарождения в форме мельчайших студенистых пузырьков (*ср. Океан*). Он полагает, что именно в движениях жидкостей, присущих организму, заключена сила для увеличения и удлинения тела. Одного питания недостаточно, чтобы добиться растяжения; требуется особая сила, действующая изнутри наружу (стр. 153). У самых примитивных организмов движение жизненных жидкостей слабое и медленное, но в ходе эволюции они постепенно ускоряются и, становясь все более быстрыми, прокладывают каналы в нежной ткани, которая их содержит, и, наконец, образуют органы.

Тонкие флюиды играют большую роль в биологии Ламарка: они занимают место души или энтелехии, которые виталисты постулировали бы для объяснения органических явлений. Ламарк, по-видимому, следует в этом за некоторыми старыми материалистами, которые считали, что душа образована из материи более тонкой, чем обычная. [342]

Во втором законе Ламарка по сути своей виталистическая позиция проявляется очень ясно, поскольку он утверждает, что во всяком создании новой формы присутствует психологический момент, что конечной причиной развития новой формы является потребность, ощущаемая организмом. Эта потребность, конечно, не является сознательной, это потребность, воспринимаемая *сентиментальным интриганом*.

В большой группе апатичных или нечувствительных животных, не обладающих этой способностью, потребности не могут быть испытаны; соответственно, новые органы здесь формируются непосредственно и механически, за счет движения жизненных жидкостей, приводимых в действие возбуждениями извне — эволюция, как и поведение, этих животных обусловлена прямым физическим воздействием окружающей среды. "Но это не относится к более высокоорганизованному животному, которые обладают *чувствами*. Они испытывают потребности, и каждая испытываемая потребность, действуя на их "внутреннее чувство", немедленно направляет флюиды и силы в ту часть тела, где действие может удовлетворить потребность. Теперь, если на данный момент существует орган, способный выполнить требуемое действие, его быстро стимулируют к действию; и если орган не существует, а потребность настоятельна и поддерживается, постепенно орган создается и развивается пропорционально непрерывности и энергии его использования" (стр. 155).

У разумных животных *внутреннее чувство* может быть вызвано мыслью или волей.

В качестве примера того, как работает этот закон, Ламарк приводит гипотетический случай брюхоногого моллюска, который, ползая, смутно ощущает потребность ощупывать находящиеся перед ним предметы. Он делает усилие (следует отметить, бессознательное)

прикоснуться к этим объектам передними частями своей головы и непрерывно посылает вперед, к этим частям, большое количество нервной и других жидкостей. В результате этих усилий и повторяющегося притока жидкостей должно произойти развитие нервов, снабжающих эти части тела. А так как вместе с нервными жидкостями к частям тела постоянно приливают питательные соки, то в результате в тех местах, к которым эти жидкости направляются, должно образоваться два или четыре щупальца. Любопытная смесь механистических "объяснений" и виталистической гипотезы!

В своем третьем законе о том, что использование и неиспользование имеют большое значение для модификации органов, Ламарк стоит на более твердой почве и может указать на множество примеров видимого эффекта этих факторов изменения. Это, конечно, довольно тесно связано с его вторым законом и может даже рассматриваться как его продолжение.

Закон ссылается на одно из самых мощных средств, используемых Природой для разнообразия видов, средство, которое вступает в действие всякий раз, когда меняется окружающая среда. Причину огромного разнообразия видов животных действительно в конечном счете следует искать в окружающей среде. По мере развития несовершенных и самых ранних форм они распространились по земле и захватили самые отдаленные ее уголки: "Можно себе представить, какое огромное разнообразие местообитаний, станций, климатов, доступных продуктов питания, окружающей среды и т.д. Пришлось пережить животным и растениям, поскольку существующие виды были вынуждены сменить место своего обитания. И хотя эти изменения происходили с крайней медлительностью ... их реальность, обусловленная различными причинами, тем не менее побудила виды, на которые они воздействовали, медленно менять свой образ жизни и привычные действия. Благодаря действию второго и третьего из упомянутых выше законов, эти индуцированные изменения активности должны были вызвать появление новых органов и должны были быть способны развивать их дальше, если бы они использовались чаще; они должны были таким же образом быть способны вызвать дегенерацию и, наконец, полное исчезновение существующих органов, которые стали бесполезными" (стр. 161).

С другой стороны, если окружающая среда не меняется, виды остаются неизменными.

Следует отметить, что изменение окружающей среды является скорее поводом, чем причиной модификации; окружающая среда побуждает организм изменять свой привычный образ жизни; она устанавливает новые потребности, для удовлетворения которых организм должен модифицировать свою структуру. Активное участие во всем этом принимает организм, действие окружающей среды носит косвенный характер.

О четвертом законе Ламарка, утверждающем передачу приобретенных признаков, здесь нет необходимости говорить в порядке изложения. От истинности этого зависит, конечно, вся теория Ламарка. Ему самому и в голову не приходило, что кто-то когда-либо будет оспаривать ее.

Ламарк резюмирует следующим образом: "С помощью четырех законов, которые я только что изложил, все факты организации кажутся мне легко объяснимыми; прогрессирование сложности организации животных и их способностей кажется мне легко постижимым; точно так же становятся легко определяемыми средства, которые Природа использовала для разнообразия животных и приведения их к состоянию, в котором мы их сейчас видим" (стр. 168).

Мы можем заметить мимоходом, что никогда не разъясняется, насколько его второй и третий законы имеют тенденцию приводить к увеличению сложности в дополнение к разнообразию животных. [343]

"Функция создает орган" - таково, по-видимому, ядро доктрины Ламарка. Но как он примиряет эту, по сути, виталистическую концепцию со своей строго материалистической философией?

Мы видели, что раздражительность, *внутренняя сентиментальность* и сам интеллект являются результатами организации. Далее нам говорят, что и *чувство*, и интеллект обусловлены нервными флюидами. Значительная часть как "*Зоологической философии*", так и введения в "*Животных без вертелов*" посвящена изложению материалистической психологии животных и человека, полностью основанной на этой гипотезе о нервных флюидах. Таким образом, привычки возникают из-за того, что флюиды прокладывают для себя определенные пути.

Внутреннее *чувство* действует, направляя движения тонких жидкостей тела (которые сами по себе являются модификациями нервных жидкостей) в те части, где требуется новый орган. Но если это само по себе является только результатом движения нервных жидкостей? Опять же, как может потребность "ощущаться" нервной жидкостью? Это полностью психологическое понятие и его нельзя применить к чисто материальной системе. Откуда возникает способность *сентиментального интер-риера* направлять энергии организма, так направлять и координировать их, что они создают целенаправленные структуры или совершают целенаправленные действия (как при любом инстинктивном поведении)? Либо *интерес к чувствам* является психологической способностью, либо это ничто.

Нет никаких сомнений в том, что, как выразился Ламарк, за этой концепцией скрывается радикальная путаница в мышлении. Невозможно быть убежденным материалистом и в то же время верить, что новые органы формируются в прямой ответ на потребности организма. Ламарк никогда не мог разрешить эту антиномию, и она приводила в замешательство его рассуждения. По этой причине его труды часто малоизвестны.

Правы ли мы, делая упор на психологическую сторону теории Ламарка и игнорируя материалистическую одежду, в которую, возможно, под влиянием материалистического течения своей юности, он облек свою по сути виталистическую мысль? Все свидетельствует об этом — его постоянная озабоченность психологическими вопросами, его молчаливая ассимиляция формирования органов с инстинктивным поведением, его постоянное настаивание на важности *присутствия и привычки*.

Давайте не будем забывать глубину его главной идеи, что, за исключением низших форм, животное по своей сути активно, что оно всегда *реагирует* на внешний мир, никогда не подвергается пассивному воздействию. Давайте не будем забывать, что он указал на существенно психологический момент, подразумеваемый во всех процессах индивидуальной адаптации. Обладая острой проницательностью, он понял, что сознательный интеллект мало что значит в эволюции, и сосредоточил внимание на бессознательных, но неясных психических процессах инстинкта и морфогенеза.

Недаром более поздние школы эволюционной мысли, развившие психологическую и виталистическую сторону его учения, называли себя неоламаркистами.

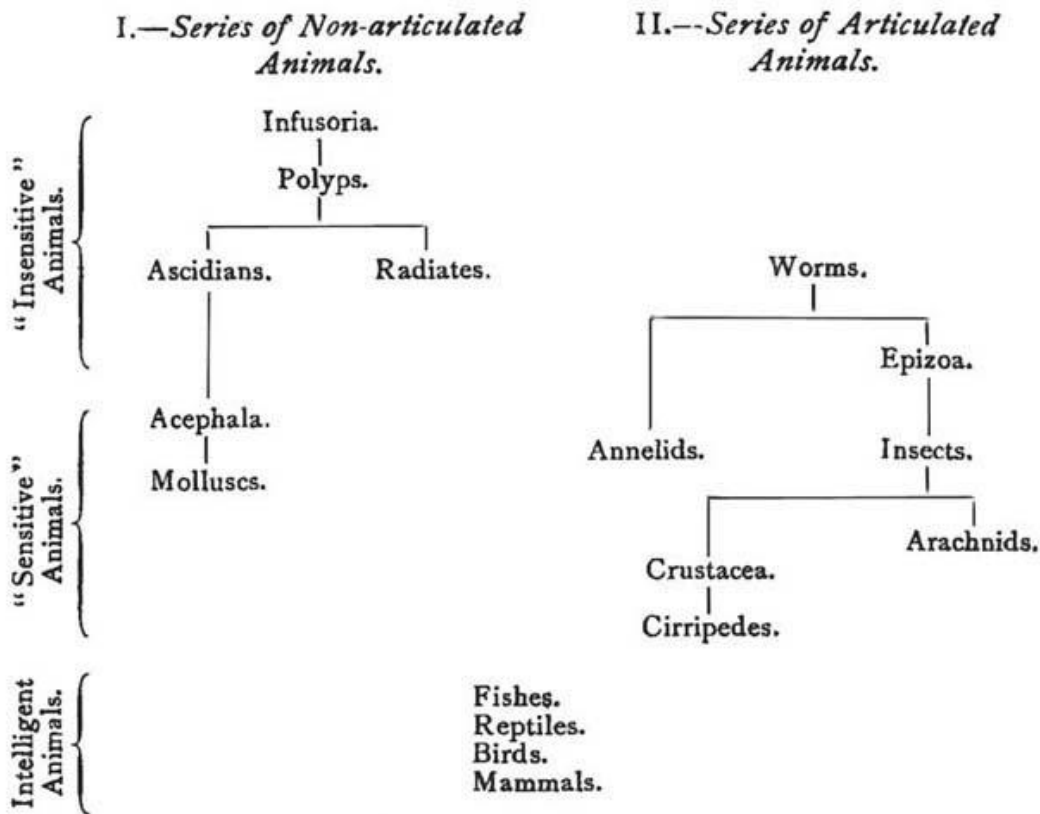
Тогда мы скажем, что Ламарк, несмотря на свой материализм, был основателем "психологической" теории эволюции.

Ламарк стоял на удивление отчужденно и в стороне от научной мысли своего времени. [344] Он не интересовался морфологическими проблемами, которые занимали умы Кювье и Жоффруа; у него действительно не было никакого чувства к морфологии. Он не осознавал, подобно Кювье, *условности сторон*, чудесной координации частей, образующих целое; он имел слабое представление о том, что на самом деле подразумевается под словом "организм". Он не был, в отличие от Жоффруа, проникнут живым чувством единства плана и композиции, а также значения рудиментарных органов как свидетелей этого единства. Похоже, он не знал о теории перепросмотра, которую он мог бы с таким успехом использовать в качестве убедительного доказательства эволюции. Даже с немецкими трансценденталистами, с которыми в вольности своих обобщений он обнаруживает некоторое родство, он, по-видимому, не был особенно знаком.

Его больше интересовали проблемы, с которыми сталкивалась его повседневная работа в музее. Он хотел знать, почему виды так раздражающе переходят друг в друга; он хотел критически проанализировать свое навязчивое подозрение, что виды на самом деле не отличаются друг от друга и что классификация является чисто условной. Вопрос об адаптации видов к окружающей среде, проблема экологической адаптации в отличие от проблемы функциональной адаптации, которая так сильно интересовала Кювье, также отчетливо встал перед ним, когда он работал с обширными коллекциями музея. Он был первым систематиком, который философски занялся проблемами общей биологии. Он представил новые проблемы и новый взгляд на старые. С Ламарком проблема видов и проблема экологической адаптации входят в общую биологию.

Единственный момент, в котором он определенно продолжает мысль своих предшественников, - это его концепция животного царства как формирующей шкалу (функционального) совершенства. Он не впадал в ту же крайность, что Боннет; он даже не считал, что животный ряд является продолжением растительного ряда; по его мнению, они образовывали две расходящиеся шкалы. Он признал также, что среди животных не было простой и регулярной градации от низшего к высшему, но что упорядоченный прогресс был нарушен и отклонен необходимостью адаптации к различным средам. Интересно отметить, что, развивая эту идею, он пришел к примерно точному различию между гомологичными и аналогичными структурами. Он считал, что при классификации животных большее значение следует придавать признакам, которые появляются в силу "плана природы", чем тем, которые были вызваны внешней модифицирующей причиной (стр. 299). Но он не формулировал это различие каким-либо строгим морфологическим образом.

По мере развития своих идей он все меньше подчеркивал простоту и непрерывность шкалы; в своих дополнительных замечаниях к Введению 1816 года он признает, что серия действительно очень сильно разветвлена и даже что у животных могут быть две отдельные серии вместо одной. Его последняя схема хода эволюции демонстрирует немалую аналогию с генеалогическими древами дарвиновских рассуждений. Он озаглавлен "Предполагаемый порядок образования животных, показывающий два отдельных частично разветвляющихся ряда", и гласит следующее:-



Интересно отметить, что позвоночные помещены между двумя сериями и теперь не связаны напрямую ни с одной группой беспозвоночных.

Теория Ламарка не имела большого успеха. Однако есть свидетельства того, что и Меккель, и Жоффруа многим из своих эволюционных идей были обязаны Ламарку, и Кювье сделал ему по крайней мере комплимент, раскритиковав его теорию, [345], однако, не очень четко отличая ее от эволюционных теорий трансценденталистов. Но, говоря в целом, теория эволюции Ламарка оказала очень небольшое влияние на его современников. Вероятно, отчасти это было связано с неясностью и путаницей его мышления, отчасти с отсутствием у него сочувствия к биологической мысли своего времени, которая была преимущественно морфологической.

Дело было не в том, что умы людей не созрели для эволюции, ибо в первые десятилетия 19 века эволюция витала в воздухе. Было мало современников фон Бэра, которые не читали Ламарка; [346] "Зоономия" Эразма Дарвина выдержала три издания и была переведена на немецкий, французский и итальянский языки; ГИПЕРССЫЛКА \l "X0e16bb9f51d949e007640ebf59d414a08cf9980" \h Немецкая философия была полна идеи эволюции.

Не было никакой неготовности принять происхождение современных видов от первичной формы — если бы только имелись какие-то веские доказательства такого происхождения. Кювье и фон Бэр, как мы видели, боролись с существующими теориями эволюции на том основании, что доказательств было недостаточно, но фон Бэр, по крайней мере, не имел серьезных возражений против эволюции. В эссе 1834 года, озаглавленном *Самый общий закон природы во всем развитии*, [348] фон Бэр выразил веру в ограниченный объем эволюции. В этой статье он не признавал, что все животные произошли от одной родительской формы, и он

отказывался верить, что человек произошел от обезьяны; но, основывая свое предположение на фактах изменчивости и на свидетельствах палеонтологии, он зашел так далеко, что утверждал, что многие виды произошли от родительских предков. В отсутствие убедительных доказательств он не связывал себя верой в какой-либо длительный или всеобъемлющий процесс эволюции.

Будучи проникнут идеей развития, фон Бер видел в эволюции процесс, по существу, имеющий ту же природу, что и развитие индивида. Эволюция, как и развитие, была обусловлена *Bildungskraft*, или формирующей силой. Высший закон всего становления состоял в том, что "история природы есть не что иное, как история постоянно наступающей победы духа над материей" (стр. 71). В более позднем эссе (1835) в том же томе он говорит, что все естественные науки - это не что иное, как длинный комментарий к одной фразе *Es werde!*. (стр. 86).

Как мы увидим, в последующие годы фон Бэр придерживался того же отношения к дарвинизму, что и к теориям эволюции, которые были в моде в его молодости.

Хотя за двадцать или тридцать лет до публикации "*Происхождения видов*" (1859) не было опубликовано ни одной сколько-нибудь важной теории эволюции, и хотя подавляющее большинство биологов верили в постоянство видов, не было недостатка в тех, кто, подобно фон Бэру, непредвзято относился к этому вопросу или даже верил в протекание эволюционных процессов небольшого масштаба. Исидор Жоффруа Сент-Илер, сын великого Этьена Жоффруа Сент-Илера, по-видимому, считал, что виды могут образоваться из разновидностей. Закон, который, как думал Л. Агассис, ему удалось установить, [349] о параллелизме между палеонтологической последовательностью, систематическим рангом и эмбриологическим развитием, имел тенденцию способствовать прогрессу эволюционных идей. Дж. В. Карус, который впоследствии стал сторонником Дарвина, кажется, уже в 1853 году вывел из закона Агассиса вероятность эволюции. [350]

Но ни одна теория эволюции не воспринималась всерьез до 1859 года, когда было опубликовано "*Происхождение видов*".

Как и Ламарк, Чарльз Дарвин не был морфологом ни по склонности, ни по образованию. В молодости он был коллекционером, спортсменом и полевым геологом. Его кругосветное путешествие на *Бигле* пробудило в нем живой интерес к проблеме видов — их разнообразию, изменчивости в зависимости от места и времени, их приспособленности к окружающей среде. Постепенно им овладело убеждение, что загадочные факты географического распространения и геологической последовательности, которые он наблюдал повсюду, куда бы ни отправился, можно объяснить только на основе гипотезы о том, что виды изменяются. Он не был удовлетворен теориями эволюции, предложенными его дедом, Ламарком и Э. Жоффруа Сент-Илером — на самом деле он не слишком хорошо понимал эти теории. Он решил решить проблему по-своему, для собственного удовлетворения. Он очень ясно рассказывает нам обо всем этом в своей автобиографии. "Во время путешествия на *"Бигле"* я был глубоко впечатлен открытием в пампейской формации крупных ископаемых животных, покрытых панцирем, подобным панцирю существующих броненосцев; во-вторых, тем, как близкородственные животные сменяют друг друга при продвижении на юг по континенту; и, в-третьих, южноамериканским характером большинства видов Галапагосского архипелага, и особенно тем, как они слегка различаются на каждом острове группы; некоторые из островов кажутся очень древними в геологическом смысле.

"Было очевидно, что подобные факты, как и многие другие, могут быть объяснены только исходя из предположения, что виды постепенно модифицируются; и эта тема не давала мне покоя. Но столь же очевидно, что ни действие окружающих условий, ни воля организмов (особенно в случае растений) не могут объяснить бесчисленные случаи, когда организмы всех видов прекрасно приспособлены к своему образу жизни — например, дятел или древесная лягушка лазают по деревьям, или семена разбрасываются крючками или перьями. Меня всегда сильно поражали подобные приспособления, и до тех пор, пока они не могли быть объяснены, мне казалось почти бесполезным пытаться доказать косвенными доказательствами, что виды были модифицированы". [351]

Вся последующая разнообразная работа Дарвина вращалась вокруг этих, по его мнению, важнейших проблем — как изменяются виды и как они приспособляются к окружающей среде? Он никогда не переставал быть, по сути, полевым натуралистом, и его теория естественного отбора была бы пустой и абстрактной вещью, если бы его обширные знания и понимание "паутины жизни" не придали ей окраску и форму. Он никогда не терял связи с живым существом в его живой, дышащей реальности — даже растения он справедливо считал активными существами, полными уловок и ухищрений для прокладывания своего пути в мире. Никто никогда так ярко, как он, не осознавал тонкости и сложности приспособления к окружающей среде, которые являются необходимым условием успеха в борьбе за существование. Едва ли не величайшей его заслугой перед биологией было то, что он заставил биологов осознать, как они никогда раньше, огромную важность окружающей среды. Он выносил биологию на открытый воздух, подальше от музея и анатомического кабинета.

Естественно, такое отношение не было лишено недостатков. Это привело к тому, что он проявил лишь слабый интерес к проблемам морфологии. Это правда, что он с большим эффектом использовал факты морфологии в качестве мощных аргументов в пользу эволюции, но не из таких фактов он вывел свою теорию для объяснения эволюции. Действительно, сомнительно, применима ли теория естественного отбора должным образом к проблемам формы. Он был изобретен для объяснения эволюции видовых различий и экологических адаптаций; изначально он не был задуман как объяснение более удивительных и загадочных фактов *соглашения сторон* и взаимодействия структуры и функции. Возможно, Дарвин не осознавал этот внутренний аспект адаптации так ярко, как он осознавал более поверхностную адаптацию организмов к окружающей среде. Возможно, именно отсутствие морфологической подготовки и опыта заставило его пренебречь проблемами формы или, по крайней мере, в недостаточной степени осознать их сложность.

В любом случае очень важно, что лишь небольшая часть его "*Происхождения видов*" посвящена обсуждению морфологических вопросов — только одна глава из четырнадцати, содержащихся в первом издании.

Хотя теория естественного отбора мало учитывала проблемы формы, виртуозное обоснование Дарвином теории эволюции оказало огромную услугу морфологии, и сам Дарвин был первым, кто указал, какой яркий свет эволюция пролила на все морфологические проблемы. На нескольких страницах "*Происхождения*" он заложил основы эволюционной морфологии.

Здесь мы должны рассмотреть его интерпретацию морфологических фактов и ее связь с современной морфологией его времени.

Набросок его теории, написанный в 1842 году, [352] показывает очень существенное разделение на две части — первая посвящена положительным фактам изменчивости и теории естественного отбора, вторая - общим доказательствам эволюции. Именно во второй части встречаются параграфы, посвященные морфологическим вопросам. В параграфе 7, посвященном сходству и классификации, Дарвин указывает, что по теории эволюции гомологическое родство было бы реальным родством, и естественная система действительно была бы генеалогической. В следующем параграфе он отмечает, что эволюция могла бы объяснить единство типа в больших классах, метаморфозу органов и близкое сходство, которое проявляют друг с другом ранние эмбрионы. Особенно интересно отметить, что он определенно отвергает теорию перепросмотра Меккеля-Серреса. "Неверно, - пишет он, - что человек проходит через форму низшей группы, хотя, без сомнения, рыбы более близки к физическому состоянию" (стр. 42). Большая дивергенция, которую демонстрируют взрослые особи, по-видимому, объясняется тем фактом, что отбор действует больше на более поздних стадиях, чем на эмбриональных. Он очень ясно осознает, насколько просветляющей является теория эволюции, когда она применяется к загадочным фактам эмбрионального развития. "Чем меньше различий между плодами — это имеет очевидный смысл с нашей точки зрения: иначе как странно, что у лошади, человека, летучей мыши в какой-то момент жизни появились артерии, работающие таким образом, который понятен только рыбе!" Поскольку естественная система, согласно теории, генеалогична, мы можем сразу понять, почему *foetus*, сохраняющий следы наследственной формы, имеет наивысшую ценность в классификации" (стр. 45).

Абортивные органы также приобретают значение в рамках эволюционной гипотезы. "Сходство различных групп, единство типов структуры, репрезентативные формы, через которые проходит плод, метаморфозы органов, аборт других перестают быть метафорическими выражениями и становятся понятными фактами" (стр. 50).

В общем, организмы можно понять, только если мы примем во внимание тот кардинальный факт, что они являются историческими существами. "Мы должны рассматривать каждый сложный механизм и инстинкт как итог долгой истории полезных изобретений, очень похожих на произведение искусства" (стр. 51). [353]

Уже в 1842 году Дарвин ухватился за основные принципы эволюционной морфологии: приведенные затем указания подробно изложены в тринадцатой главе "*Происхождения видов*" (1-е изд., 1859). Значительная часть этой главы посвящена обсуждению принципов классификации, и лишь несколько страниц посвящены собственно морфологии. Но, как верно заметил Дарвин, эти две вещи неразделимы.

Сначала отметим, что здесь нет и намек на "шкалу существ" — Дарвин представляет генеалогическое древо как многоразветвленное. Животные могут быть разделены на "группы под группами" и не могут быть расположены в одну единственную серию.

Сначала он обсуждает, какие символы имеют наибольшую классификационную ценность. Систематики более или менее сознательно признали определенные эмпирические правила — что аналогичные признаки менее ценны, чем гомологические, что признаки, имеющие большое физиологическое значение, не всегда ценны для целей классификации, что рудиментарные органы часто очень полезны и так далее. Он находит, что, как правило, "чем меньше какая-либо часть организации озабочена особыми привычками, тем более важной она становится для классификации" (стр. 414), и приводит в подтверждение замечания Оуэна, что органы

размножения дают очень четкие указания на сходство, поскольку они вряд ли могут быть изменены особыми привычками. Эти правила классификации могут быть объяснены "исходя из точки зрения, что естественная система основана на происхождении с модификацией; что признаки, которые натуралисты считают демонстрирующими истинное родство ... это те, которые были унаследованы от общего родителя, и до сих пор вся истинная классификация носит генеалогический характер; эта общность происхождения является скрытой связью, которую натуралисты бессознательно искали, а не каким-то неизвестным планом творения или формулированием общих положений и простым соединением и разделением объектов, более или менее похожих друг на друга" (стр. 420).

Таким образом, в целом гомологические признаки более ценны для целей классификации, поскольку они имеют более длинную родословную, чем аналогичные признаки, которые отражают недавние приобретения расы.

Переходя собственно к морфологии, Дарвин затрагивает вопрос о единстве типа и гомологии частей, для которых единство типа является лишь общим выражением.

Он трактует это так же, как Э. Жоффруа Сент-Илер и Оуэн, имея в виду именно закон связей Жоффруа. "Что может быть более любопытным, - спрашивает он, - чем то, что рука человека, созданная для хватания, рука крота, предназначенная для рытья, нога лошади, лопатка морской свиньи и крыло летучей мыши, должны быть построены по одному и тому же образцу и включать похожие кости в одних и тех же относительных положениях? Жоффруа Сент-Илер решительно настаивал на высокой важности относительного положения или связи гомологичных частей; они могут практически в любой степени отличаться по форме и размеру, и все же оставаться соединенными вместе в том же неизменном порядке" (стр. 434).

Единство плана не может быть объяснено на телеологических основаниях, как признал Оуэн в своей работе "*Природа конечностей*", равно как и на основе гипотезы особого творения (стр. 435). Это может быть понято только на основе теории, согласно которой животные произошли друг от друга и сохраняют на протяжении бесчисленных поколений сущностную организацию своих предков. "Объяснение в значительной степени простое, основанное на теории отбора последовательных незначительных модификаций — каждая модификация в какой-то степени выгодна для измененной формы, но часто коррелирует с другими частями организации. При изменениях такого характера тенденция к изменению исходного рисунка или перемещению частей будет незначительной или вообще отсутствовать.... Если мы предположим, что древний прародитель, архетип, как его можно назвать, всех животных, имел свои конечности, построенные по существующему общему образцу, для какой бы цели они ни служили, мы можем сразу понять очевидное значение гомологичного построения конечностей во всем классе" (стр. 435).

Мы можем отметить три важных момента в этом отрывке — во-первых, отождествление архетипа с общим прародителем; во-вторых, мнение о том, что прогрессивная эволюция по своей сути адаптивна и в ней доминирует естественный отбор; и в-третьих, *petitio principii*, связанный с предположением, что адаптивная модификация неизбежно влечет за собой необходимые коррелятивные изменения.

В своем разделе, посвященном морфологии, Дарвин ясно показывает влияние Оуэна, а через него и трансцендентальных анатомов. Он ссылается на трансцендентальную идею

"метаморфозы", примером которой является позвоночная теория черепа и теория придатков растений, и показывает, как, исходя из гипотезы происхождения с модификацией, "метаморфозу" теперь можно интерпретировать буквально, а не только фигурально (стр. 439).

Очень большой интерес представляет дарвиновская трактовка развития, поскольку постдарвиновская морфология в очень большой степени основывалась на предполагаемой связи между развитием индивида и эволюцией расы. Точно так же, как он избегал представления о шкале существ, он избежал ловушки теории перепросмотра Меккеля-Серре, согласно которой эмбрион высшего животного, человека, в процессе своего развития взбирается по лестнице, по ступеням которой распределяется весь животный ряд в его постепенном продвижении от простоты к сложности. Закон развития, который он принимает, - это закон фон Бэра, который гласит, что развитие - это, по сути, дифференциация, и что в результате эмбрионы, принадлежащие к одной и той же группе, похожи друг на друга тем больше, чем менее продвинуты они в развитии. Не может быть никаких сомнений в том, что он был обязан фон Бэру за эту идею, и в более поздних изданиях *"Происхождения"* он признает это, цитируя хорошо известный отрывок, в котором фон Бэр рассказывает, как у него в душе появились два эмбриона, которые он не смог определенно отнести к их надлежащему классу среди позвоночных. [354]

Эмбрионы не только более похожи друг на друга, чем взрослые особи, потому что менее дифференцированы, но и именно в тех моментах, которые напрямую не связаны с условиями существования, не являются строго адаптивными, их сходство наиболее сильно (стр. 440) — подумайте, например, о расположении дуг аорты, общем для всех эмбрионов позвоночных. Личиночные формы в некоторой степени являются исключениями из этого правила, поскольку они часто специально адаптированы к своему определенному образу жизни, и в результате может произойти сближение строения. Все эти факты требуют объяснения. "Как же тогда мы можем объяснить эти несколько фактов в эмбриологии, а именно, очень общее, но не универсальное различие в строении между эмбрионом и взрослой особью — частей в одном и том же индивидуальном эмбрионе, которые в конечном итоге становятся очень непохожими и служат разным целям, будучи на этом раннем этапе роста одинаковыми — эмбрионов разных видов в пределах одного класса, в целом, но не повсеместно, похожих друг на друга — строения эмбриона, не находящегося в тесной связи с условиями его существования, за исключением случаев, когда эмбрион становится в какой—либо период жизни активным и должен обеспечивать себя сам — строения эмбриона, находящегося в эмбрион, по-видимому, иногда обладает более высокой организацией, чем зрелое животное, в которое он развивается" (стр. 442-3). Очевидно, что все эти факты формально объясняются доктриной происхождения. Но Дарвин идет дальше, он пытается точно показать, почему эмбрионы похожи друг на друга больше, чем взрослые особи. Он считает, что это явление вытекает из двух принципов: во—первых, модификации обычно проявляются на позднем этапе жизни индивида; и, во-вторых, такие модификации, как правило, наследуются потомством в соответствующем, а не раннем возрасте (стр. 444).

Таким образом, применяя эти принципы к гипотетическому случаю происхождения новых видов птиц из общего стада, он пишет: "... из—за множества незначительных последовательных этапов изменчивости, возникших в довольно позднем возрасте и унаследованных в соответствующем возрасте, детеныши новых видов нашего предполагаемого рода будут явно

иметь тенденцию походить друг на друга гораздо ближе, чем взрослые особи, точно так же, как мы видели в случае голубей" [355] (стр. 446-7).

Поскольку эмбрион относится к обобщенному типу, структура эмбриона полезна для целей классификации. "Ибо эмбрион - это животное в его менее измененном состоянии; и в той мере, в какой оно раскрывает структуру своего прародителя" (стр. 449) — эмбриологический архетип раскрывает наследственную форму. "Интерес к эмбриологии значительно возрастает, когда мы таким образом смотрим на эмбрион как на более или менее полное изображение родительской формы каждого большого класса животных" (стр. 450) — пророческое замечание, учитывая огромное последующее развитие филогенетических спекуляций.

Мы можем подвести итог, сказав, что Дарвин интерпретировал закон фон Бэра филогенетически.

Остальная часть главы посвящена обсуждению абортивных и рудиментарных органов, существование которых Дарвин, естественно, использует в своих аргументах в пользу эволюции. На протяжении всей главы ясно прослеживается озабоченность Дарвина проблемами классификации.

По вопросу о том, было ли происхождение монофилетическим или полифилетическим, Дарвин не высказал догматического мнения. "Я полагаю, что животные произошли самое большее от четырех или пяти прародителей, а растения - от такого же или меньшего числа.... Из аналогии я должен сделать вывод, что, вероятно, все органические существа, когда-либо жившие на этой земле, произошли от одной изначальной формы, в которую впервые была вдохнута жизнь" (стр. 484).

Дарвин справедливо придавал большое значение морфологическим доказательствам эволюции, [356], которую он считал весомой. Вероятно, это в значительной степени способствовало успеху его теории. Хотя сам он практически ничего не делал в области чистой морфологии, он осознавал важность такой работы, [357] и с интересом следил за прогрессом эволюционной морфологии, включив некоторые ее результаты в более поздние издания "*Происхождения*" и в его "*Происхождении человека*" (1871).

В своей морфологии Дарвин едва ли соответствовал современным представлениям. Похоже, он не был знаком из первых рук с великолепными работами немецких морфологов, таких как Ратке и Райхерт; он не обращает внимания ни на клеточную теорию, ни на теорию зародышевого слоя. Его источниками являются, в основном, Жоффруа Сент-Илер, Оуэн, фон Бэр, Агассис, Милн-Эдвардс и Хаксли.

Возможно, его самым большим упущением было то, что он не дал сколько-нибудь адекватной трактовки проблемы функциональной адаптации и соотношения частей. Не будет преувеличением сказать, что Дарвин не только почти полностью игнорировал эти проблемы, но и, настаивая на экологической адаптации и некоторых поверхностных аспектах корреляции, преуспел в том, что придал словам "адаптация" и "корреляция" новое значение, в результате чего они в значительной степени утратили свое истинное и первоначальное функциональное значение.

Верно, что сам Дарвин, так же как и его преемники, верил, что естественный отбор был всемогущ, чтобы объяснить эволюцию самых сложных органов, но можно усомниться,

осознавал ли он все условия проблемы, с которой он так легко справился. Он справедливо говорит в важном отрывке, что "Общепризнано, что все органические существа сформировались на основе двух великих законов — единства типа и Условий существования. Под единством типа подразумевается то фундаментальное сходство в строении, которое мы наблюдаем у органических существ одного и того же класса и которое совершенно независимо от их образа жизни. Согласно моей теории, единство типа объясняется единством происхождения. Выражение условий существования, на котором так часто настаивал знаменитый Кювье, полностью охвачено принципом естественного отбора. Ибо естественный отбор действует либо сейчас, приспособлявая *различные части каждого существа к его органическим и неорганическим условиям жизни*: [358] или адаптируя их в течение прошлых периодов времени: адаптации во многих случаях способствует более широкое использование или неиспользование частей, на которые влияет прямое действие внешних условий жизни, и во всех случаях они подчиняются нескольким законам. о росте и вариациях. Следовательно, фактически, закон условий Существования является высшим законом; поскольку он включает в себя, через наследование прежних вариаций и адаптаций, закон единства типа" (*Происхождение*, 6-е изд., Рор. Впечатление, стр. 260-1). Ясно, что Дарвин использовал фразу "Условия существования" для обозначения условий окружающей среды, а закон условий существования - для обозначения закона адаптации к окружающей среде. Но это не то, что Кювье имел в виду под этой фразой: он понимал под ней принцип координации частей для образования целого, необходимое условие существования любого организма вообще (см. Выше, [глава III., стр. 34](#)).

От этой мысли у Дарвина осталось мало следов, и именно поэтому он недостаточно оценил весомость аргумента, выдвинутого против его теории, что она не учитывает корреляцию вариаций.

Концепция корреляции Дарвина была на редкость неполной. В качестве примеров корреляции он привел такие тривиальные случаи, как связь между альбинизмом, глухотой и голубыми глазами у кошек или между черепаховым цветом панциря и женским полом. Он использовал это слово только в связи с тем, что он называл "коррелированной вариацией", подразумевая под этим выражением, "что вся организация настолько связана воедино в процессе своего роста и развития, что когда возникают незначительные вариации в какой-либо одной части, которые накапливаются в результате естественного отбора, другие части становятся модифицированными" (6-е изд., стр. 177). Он считал само собой разумеющимся, что "коррелированные вариации" будут адаптированы к исходной вариации, на которую повлиял естественный отбор, и он не видел никаких трудностей в постепенной эволюции такого сложного органа, как глаз, если только этапы будут достаточно маленькими. "Было высказано возражение, - пишет он, - что для модификации глаза и сохранения его в качестве совершенного инструмента многие изменения должны были бы происходить одновременно, что, как предполагается, не могло быть осуществлено путем естественного отбора; но, как я попытался показать в своей работе "Изменчивость домашних животных", нет необходимости предполагать, что все модификации были одновременными, если они были чрезвычайно незначительными и постепенными" (6-е изд., стр. 226).

В постдарвинистских рассуждениях трудность объяснения коррелированной изменчивости только естественным отбором стала более отчетливо осознаваться, и именно эта трудность

побудила Вейсмана сформулировать свою гипотезу зародышевого отбора как необходимое дополнение к общей теории отбора.

Изменение концепции корреляции, вызванное влиянием Дарвина, было очень четко заявлено Э. фон Гартманом, [359] у которого взято следующее: "В то время как соотношение частей в организме до Дарвина рассматривалось исключительно с точки зрения морфологической систематики, Дарвин пытался взглянуть на это с точки зрения физиологического и генеалогического развития". , и при этом он отодвинул точку зрения морфологической систематики в тень. Но чем больше мы сейчас начинаем понимать, что систематическое родство не обязательно подразумевает генетическое сродство, тем больше должна возвращаться популярность корреляции частей как систематического принципа. В то время как Дарвин как бы против своей воли полагался на закон корреляции как на последнее средство, когда всякая другая помощь оказывалась безуспешной, этот закон следует рассматривать с точки зрения упорядоченной внутренней детерминации всех органических изменений формы как имеющий ранг высшего принципа из всех, принципа, который управляет параллельной, дивергентной и конвергентной эволюцией " (стр. 47-8).

Далее, следуя Радлю, он характеризует отношение Дарвина к закону корреляции в следующих терминах: "Интерес Дарвина полностью сосредоточен на вариации, функции, причинах формообразования, короче говоря, на эволюции. Соответственно, он рассматривает корреляцию по существу как коррелятивную вариацию в смысле *отклонения* от данного типа. Морфологической корреляцией у *различных* типов Дарвин себя несколько не беспокоит, равно как и корреляцией в нормальном развитии типа" (стр. 49).

Концепция Кювье о *конвенциях партий*, существенная для всей биологии, оставалась в целом чуждой мысли Дарвина и мыслям его преемников.

Это действительно было одним из их хвастовств тем, что они наконец устранили из Природы всякую телеологию. Большой и немедленный успех, который дарвинизм имел среди молодого поколения биологов и среди ученых в целом, был в значительной степени обусловлен тем фактом, что он хорошо вписывался в господствующий материализм того времени и давал прочную основу для надежды на то, что со временем появится полное механистическое объяснение жизни. "Дарвинизм" стал боевым кличем воинственных духов того времени.

Именно этот элемент дарвинизма вызывал отвращение у большинства противников Дарвина, в рядах которых находилось большинство морфологов старой школы. Они считали невозможным поверить, что эволюция могла произойти в результате случайных вариаций и случайного отбора; они возражали Дарвину, утверждая, что он не сформулировал никакого реального *Entwicklungsgesetz*, или закона, управляющего эволюцией. Они не отказывались верить, что эволюция была реальным процессом, хотя многие подводили черту под происхождением человека от обезьяны, но они чувствовали, что если эволюция действительно имела место, то она должна была происходить под руководством какого-то принципа развития, что в эволюции должна была проявиться определенная и упорядоченная тенденция к совершенству. [360]

Никто не выразил это возражение с большей силой, чем фон Бэр, в серии мастерских эссе [361] которые дарвинисты, из-за явной неспособности понять его точку зрения, отвергли как заблуждения старости. В этих эссе фон Бэр указывал на необходимость телеологической точки

зрения, по крайней мере, как дополнительной к механистической. Его общая позиция — это позиция "статической" телеологии - если использовать термин Дриша — Канта и Кювье. Его отношение к дарвинизму определяется его телеологией. Он признает, как и в 1834 году, ограниченный объем эволюции; он критикует эволюционную теорию Дарвина точно в том же духе, в каком сорок или пятьдесят лет назад он критиковал перепросмотр и эволюцию - теории трансценденталистов, — главным образом на том основании, что их выводы намного опережают имеющиеся в их распоряжении положительные факты. Он полностью отвергает теорию естественного отбора на том основании, что эволюция, как и развитие, должна иметь цель (*Зил*) — "Становление без цели вообще невысказуемо" (стр. 231); он также указывает на трудность объяснения соотношения частей с точки зрения дарвиновской гипотезы. Его собственная концепция эволюционного процесса заключается в том, что он по сути является *зелстребигом* или управляется конечными причинами, что это истинная эволюция или дифференциация, точно так же, как индивидуальное развитие - это упорядоченный прогресс от общего к особенному. Он верил в сальтаторную эволюцию, в полифилетическое происхождение и в большую пластичность организма в прежние времена.

Идею сальтаторной эволюции он позаимствовал у Келликера, который вскоре после публикации "*Происхождения*" обнародовал в критической заметке о дарвинизме набросок своей теории "гетерогенного зарождения". [362]

Позиция Келликера типична для многих морфологов того времени. [363] Он полностью принимает эволюцию, но отвергает дарвинизм, потому что он не признает *Entwicklungsgesetz*, или принципа эволюции. Дарвиновскую теорию эволюции через отбор небольших случайных вариаций он заменил бы теорией эволюции через внезапные, большие вариации, вызванные влиянием общего закона эволюции. Это его теория гетерогенного зарождения.

"Фундаментальная идея этой гипотезы состоит в том, что под влиянием общего закона эволюции существа производят из своих зародышей других, отличающихся от них" (стр. 181). Следует отметить, что Келликер придавал большее значение *Энтверикелунгсгезетцу*, чем сальтаторной природе вариации, поскольку несколькими страницами далее он говорит: "Идея, лежащая в основе моей теории, заключается в том, что великий эволюционный план лежит в основе развития всего организованного мира и подталкивает более простые формы ко все более высоким стадиям сложности" (стр. 184). Сальтаторная эволюция не была существенным пунктом теории: "Другое различие между дарвиновской гипотезой и моей состоит в том, что я постулирую множество сальтаторных изменений, но я не буду и, по сути, не могу делать главный упор на этот момент, поскольку я не намеревался утверждать, что общий закон эволюции, который я считаю причиной создания организмов и который один проявляется в деятельности зарождения, не может также действовать так, чтобы из одной формы постепенно возникали другие" (стр. 185). Он выдвинул гипотезу сальтаторной изменчивости, потому что она, как ему казалось, облегчала многие трудности дарвинизма — отсутствие переходных форм, огромное время, необходимое для эволюции, и так далее. Следует отметить, что Келликер считал свой принцип эволюции механическим.

Потребовалось бы слишком много времени, чтобы подробно показывать, как большинство критиков Дарвина верили во врожденные законы эволюции. Должно быть достаточно еще нескольких примеров.

Ричард Оуэн, который в 1868 году [364] признал возможность эволюции, утверждал, что "целенаправленный путь развития и изменений, корреляции и взаимозависимости, проявляющий разумную Волю, в такой же степени определяется преемственностью рас, как и развитием и организацией индивида. Поколения меняются не случайно в любом направлении, а predetermined, определенным и взаимосвязанным образом" (стр. 808).

Он считал, что изменения произошли путем резких изменений, независимых от окружающей среды и привычек, путем "отклонений от родительского типа, вероятно, внезапных и кажущихся чудовищными, но адаптирующих потомство, наследующее такие модификации, к более высоким целям" (стр. 797). Он считал, что спонтанное зарождение - это явление, которое происходит постоянно и постоянно дает возможность для новых линий эволюции.

Э. фон Хартманн в своей *"Философии небытия"* (1868) и в своем ценном эссе *"Дух и иррациональность в дарвинизме"* (1874) критиковал дарвинизм в самой наводящей на размышления манере с виталистической точки зрения. Он обратил внимание на важность активной адаптации, необходимость допущения определенной и коррелированной изменчивости и на доказательства существования имманентного, целенаправленного, но бессознательного принципа эволюции, действующего как в филогенетическом, так и в индивидуальном развитии.

Во Франции Х. Милн-Эдвардс [365] сформулировали проблему следующим образом: "При нынешнем состоянии науки должны ли мы приписывать модификациям, зависящим от действия известных внешних агентов, различия в органических типах, проявляющиеся у животных, распространенных по поверхности земного шара либо в наши дни, либо в прошлые геологические эпохи? Или происхождение типов, передаваемых по наследству, должно быть приписано причинам другого порядка, силам, последствия которых не очевидны при нынешнем положении вещей, творческой силе, независимой от общих свойств организуемой материи, такой, какой мы знаем ее сегодня?" (стр. 426)

Он пришел к выводу, что воздействия окружающей среды, прямого или косвенного, недостаточно для объяснения разнообразия органических форм, и полностью отверг теорию Дарвина. Он считал вероятным, что сменяющие друг друга фауны, которые раскрывает палеонтология, произошли друг от друга по наследству. Но он считал, что процесс, посредством которого они эволюционировали, по праву следует назвать "творением". Это слово, конечно, не следовало понимать в грубом смысле. Когда зоолог говорит о "сотворении" нового вида, "он никоим образом не имеет в виду, что последний возник из праха, а не из ранее существовавшего животного, способ организации которого был иным; он просто имеет в виду, что известных свойств материи, будь то инертной или органической, недостаточно, чтобы вызвать такой результат, и что вмешательство скрытой причины, силы некоторого более высокого порядка, кажется ему необходимым" (стр. 429).

Критика дарвинизма со стороны более старых течений мысли оставалась в целом без влияния. Именно под непосредственным влиянием дарвиновской теории морфология развивалась в течение следующей четверти века.

[333] Rádl, *loc. cit.*, i., стр. 71.

[334] Критика Уртейльского ремесла, 1790.

[335] Англ. Перевод. Дж. Х. Бернарда, стр. 337, Лондон, 1892.

[336] Х. Ф. Осборн, *От греков до Дарвина*, стр. 145, Нью-Йорк и Лондон, 1894.

[337] См. Меккель, *выше*, стр. 93; ср. Тидеманн, *Зоология*, стр. 65, 1808. "Подобно тому, как каждый отдельный организм трансформируется, все животное царство следует рассматривать как организм, находящийся в процессе метаморфозы". Также стр. 73 той же книги.

[338] Главы vii. и ix.

[339] О теориях ранней эволюции см., помимо Осборна и Радля, Дж. Артур Томсон, *Наука о жизни*, 1899, и вступительное эссе в *Дарвин и современная наука*, Кембридж, 1909.

[340] *Фил. зоол.*, изд. Ч. Мартинс, том i, стр. 75, 1873.

[341] Цитаты в тексте взяты из 2-й правки. (Дешей и Милн-Эдвардс), i., Париж, 1835.

[342] Например, Лукреций:—

"Is tibi nunc animus quali sit corpore et unde constiterit pergam rationem reddere dictis. Principio esse aio persubtilem atque minutis perquam corporibus factum constare."

—*De Rerum Natura*, iii., vv. 177-80.

[343] Противопоставьте Тревиранусу: "В каждом живом существе существует способность к бесконечному разнообразию принятия формы; каждое обладает способностью приспособлять свою организацию к изменениям внешнего мира, и именно эта сила, приводимая в действие изменением вселенной, подняла простых зоофитов примитивного мира на постоянно более высокие стадии организации и внесла бесчисленное разнообразие". из видов в живую Природу". Цитируется Геккелем в *Истории творения*, i, стр. 93, 1876.

[344] Нет никаких доказательств того, что на него оказал влияние Эразм Дарвин, который предвосхитил его теорию эволюции и действительно был лучше осведомлен о ее виталистических последствиях. См. С. Батлера, *"Эволюция, старое и новое"*, Лондон, 1879, где приводится превосходный отчет об Эразме Дарвине.

[345] Как и Лайелл в своих *Принципах геологии*, 1830.

[346] К. Э. фон Бэр, *Реден*, i., стр. 37, Петроград, 1864.

[347] Rádl, *loc. cit.*, i., стр. 296.

[348] Перепечатано в его *"Редене"*, i, 1864.

[349] Смотрите критику этого Хаксли в лекции Королевского института 1851 года, переизданной в *Sci. Mem.*, i., стр. 300-4. О его связи с биогенетическим законом Геккеля см. Ниже, стр. 255.

[350] *Система дифференциальной морфологии*, стр. 5, 1853.

[351] *Жизнь и письма Чарльза Дарвина*, изд. Ф. Дарвин, i., стр. 82, 3-е изд., 1887.

[352] *Основы происхождения видов, очерк, написанный в 1842 г.* Под ред. Ф. Дарвина, Кембридж, 1909.

[353] Ср. параллельный отрывок в "*Происхождении*", 1-е изд., стр. 485-6.

[354] В 1-м изд. (стр. 439) Дарвин совершает любопытную ошибку, приписывая эту историю Агассису.

[355], В котором птенцы разных разновидностей гораздо больше похожи друг на друга, чем взрослые особи. Дарвин придавал большое значение этой идее, см. *Жизнь и письма*, i, стр. 88, и ii, стр. 338.

[356] Смотрите его *письма, passim*.

[357] В письме Хаксли по поводу работы последнего по морфологии моллюсков (1853) он говорит: "Открытие типа или "идеи" (в вашем смысле, поскольку я ненавижу это слово, которое использовали Оуэн, Агассис и Ко.) каждого большого класса, я не сомневаюсь, является одним из самых важных. высшие цели естественной истории". —*Еще письма*, изд. Ф. Дарвин и А. К. Сьюард, 1903, i, стр. 73.

[358] Курсив мой.

[359] *Проблема жизни. Biologische Studien*. Бад-Сача, 1906. См. также E. Rádl, *Биология. Centralblatt*, xxi., 1901.

[360] Смотрите превосходную трактовку разницы между "реализмом" Дарвина и "рационализмом" его критиков в Rádl, ii., в частности, стр. 109, 135. Наиболее развернутой критикой дарвинизма с более старой точки зрения была та, что была дана А. Вигандом в "*О дарвинизме и естественном развитии ньютонов и Кювье*", 3 тома., Брауншвейг, 1872.

[361] In vol. ii. of his *Reden*, St Petersburg (Petrograd), 1876—*Ueber den Zweck in den Vorgängen der Natur; Ueber Zielstrebigkeit in den organischen Körpern insbesondere; and Ueber Darwin's Lehre*.

[362] "Ueber die Darwinische Schöpfungstheorie", *Zeits. ф. wiss. Зоол.*, xiv., стр. 74-86, 1864. Разработано в *Anat. u. syst. Beschreibung d. Альционариен*, 1872 год.

[363] Ср., например, теорию совершенствующегося принципа Нэгели, впервые разработанную в его *кнуре Entstehung u. Begriff der naturhistorischer Art*, München, 1865.

[364] *Анатомия позвоночных*, iii., 1868.

[365] *Rapport sur les Progrès récents des Sciences zoologiques en France*. Париж, 1867 год.

ГЛАВА XIV

ERNST HAECKEL AND CARL GEGENBAUR

В то время, когда появилась работа Дарвина, уже существовала, как мы видели, полностью сформированная морфология с установленными принципами. Целью этой доэволюционной морфологии было обнаружить и детально проработать единство плана, лежащее в основе

разнообразия форм, выделить постоянное в животном облике и отличить от него вспомогательное и адаптивное. Главным принципом, на котором была основана эта работа, был принцип связей, столь четко сформулированный Жоффруа. Принцип связей служил руководством в поиске архетипа, и этот поиск велся в двух направлениях — во-первых, путем сравнения строения взрослого организма; и, во-вторых, путем сравнительного изучения развивающихся эмбрионов. Было обнаружено, что архетип наиболее четко проявляется у раннего эмбриона, и этот эмбриологический архетип стал предпочтительнее архетипа сравнительной анатомии. Стало очевидным также, что части, образовавшиеся первыми (зародышевые листки), имели первостепенное значение для установления гомологии.

Хотя практически все морфологи были согласны относительно основных принципов своей науки, они все же демонстрировали, что касается их общего отношения к проблемам формы, довольно определенное разделение на две группы, из которых одна подчеркивала тесную связь, существующую между формой и функцией, в то время как другая полностью игнорировала функцию и стремилась создать "чистую" или абстрактную морфологию. В противовес обеим группам, фактически в противовес морфологии в целом, набрало силу движение, которое стремилось к анализу и дезинтеграции организма. Это движение зародилось в современном материализме и нашло выражение, в частности, в клеточной теории и материалистической физиологии.

Разделение между морфологией как наукой о форме и физиологией как наукой о физике и химии живого организма ко времени Дарвина стало почти абсолютным.

Морфология пятидесятих годов легко поддавалась эволюционной интерпретации. Дарвину было легко дать формальное решение всех основных проблем, которые поставила перед собой доэволюционная морфология - он смог интерпретировать естественную систему классификации как в действительности генеалогическую, систематическое родство как в действительности кровное родство; он смог интерпретировать гомологию и аналогию в терминах наследственности и адаптации; он смог объяснить единство плана происхождением от общего предка, а понятие "архетип" заменить понятием "наследственная форма".

Дарвин обнаружил, что нынешнюю морфологию можно перенести целиком в лагерь эволюционистов.

Далее мы увидим, что начало эволюции на удивление мало изменило морфологию, что сознательно или бессознательно применялись те же методы, те же ментальные установки, что и до публикации *"Происхождения видов"*.

Сам Дарвин не был профессиональным морфологом; преобразование морфологии в эволюционные идеи было осуществлено главным образом его последователями, Эрнстом Геккелем и Карлом Гегенбауром в Германии, Хаксли, Ланкестером и Ф. М. Бальфуrom в Англии.

Именно в 1866 году появилась главная работа Геккеля *"Общая морфология организмов"*, [366], целью которой было подчинить всю морфологию эволюции.

Это было любопытное произведение, эта первая книга Геккеля, представляющее не столько дарвиновскую, сколько додарвиновскую мысль. Это была смесь догматического материализма, идеалистической морфологии и теории эволюции; ее источниками были, приблизительно, Бюхнер, Теодор Шванн, Вирхов, Герберт Г. Бронн и, конечно, Чарльз Дарвин.

Ее едва ли можно было назвать современной даже при ее первом появлении, и многие не без оснований считали ее запоздалым ответвлением *натурфилософии*.

Его материализм носит самый непримиримый характер. Форма и деятельность живых существ считаются всего лишь механическим результатом физического и химического состава их тел. Простейшие живые существа, Монеры, представляют собой не что иное, как однородные массы белкового вещества. "Они живут, но без органов жизни; все явления их жизни, питание и размножение, движение и раздражительность предстают здесь просто как непосредственный результат бесформенной органической материи, которая сама по себе является соединением белка" (стр. 63, 1906).

Телеология, ахиллесова пята кантовской (в остальном здоровой!) философию следует рассматривать как полностью опровергнутую и устаревшую доктрину, определенно отвергнутую дарвинизмом.

Геккель формулирует свою материалистическую философию живых существ во многом в духе Шванна. О клетках говорят так же, как об органических кристаллах, о кристаллических деревьях, об аналогии между ассимиляцией клеткой и ростом кристаллов в исходной жидкости. Наследственность и адаптация проявляются в равной степени как кристаллами, так и организмами; ибо наследственность, или внутреннее *Bildungstrieb* (!), - это механическое воздействие материальной структуры кристалла или зародыша, а адаптация, или внешнее *Bildungstrieb*, - это название модификаций, вызванных окружающей средой. Определение адаптации таким образом становится синонимом случайной изменчивости, которая играет столь важную роль в теории естественного отбора Дарвина.

Само собой разумеется, что Геккель не придавал организму никакой иной, более высокой индивидуальности, чем присущая кристаллу, и совершенно не принимал во внимание то гармоничное взаимодействие органов, которое Кювье назвал принципом "условий существования". Концепция корреляции просто не имела для Геккеля никакого значения. Анализ идеинтеграция организма были доведены им до логической крайности, и в этом он также был дитя своего времени.

Не менее важное влияние, отчетливо заметное в *Общей морфологии*, оказывает идеалистическая морфология таких людей, как К. Г. Карус и Г. Г. Бронн. В предыдущих главах мы видели, как К. Г. Карус пытался разработать геометрию организма, и как Бронн скромно пытался основать стереометрическую морфологию, но у него хватило такта не выдвигать свою стереометрию *на первый план*, очень мудро признавая, что большая часть органической формы функционально детерминирована. Геккель перенял эту идею [367] и довел ее до диких крайностей, основав новую науку "Проморфология", величайшим— и единственным — представителем которой он был. [368]

Эта "наука" имела дело с осями и плоскостями, столбами и углами в настоящей вакханалии варварских технических терминов. Предполагалось, что это будет "кристаллография органического" и что она заложит основы механистической морфологии, или, по крайней мере, морфологии.

Как это должно было быть связано с физикой и химией живой материи, с одной стороны, и с обычной морфологией реальных животных - с другой, никогда не было достаточно ясно.

Наука проморфология не имеет исторического значения; она интересна только потому, что иллюстрирует тесную связь Геккеля с морфологами-идеалистами.

Другая несостоявшаяся наука Геккеля, тектология, в равной степени была наследием идеалистической морфологии. Тектология - это наука о составе организмов от особей разных порядков. Существовало шесть отрядов особей: — (1) Пластиды (цитоды и клетки); (2) Органы (включая слияния клеток, ткани, органы, органные системы); (3) Антимеры (гомотипические части, *т.е.* половинки или лучи); (4) Метамеры (гомодинамические части, *т.е.* сегменты); (5) Люди (особи в обычном смысле); (6) клубнелуковицы (колониальные животные).

Мысль по существу трансцендентальна и напоминает "теорию повторения частей", которой так много пользовались немецкие трансценденталисты, такие как Гете, [369] Окен, Меккель и К. Г. Карус, а также Дюжес.

Третьим и, естественно, наиболее важным компонентом *Общей морфологии* было учение об эволюции в той форме, которую придал ему Дарвин. Нас здесь не интересует эволюционная философия Геккеля, то, как он объединил свой эволюционизм и материализм, чтобы сформировать свой собственный странный монизм. Нас интересует только то, как он применил эволюцию к морфологии, какие модификации он внес в принципы науки и в целом каким образом он интерпретировал факты и теории морфологии в свете новых знаний.

Мы обнаруживаем, что он во многом повторяет то, что сказал Дарвин, придавая, конечно, более подробное изложение и развивая, особенно в своей теории перепросмотра или "биогенетическом законе", некоторые доктрины, прямо не изложенные Дарвином.

Подобно Дарвину, он считал, что естественная система на самом деле является генеалогической. "Существует, - пишет он, - одна единственная взаимосвязанная естественная система организмов, и эта единственная естественная система является выражением реальных отношений, которые действительно существуют между всеми организмами, как теми, которые сейчас существуют на земле, так и теми, которые существовали там в какое-то прошлое время. Реальные отношения, которые объединяют все живые и вымершие организмы в ту или иную из основных групп природной системы, являются генеалогическими: их родство по форме является кровным родством; природная система, соответственно, является генеалогическим древом организмов, или их генеалогемой.... Все организмы в конечном счете являются потомками аутогенной Монеры, развившейся в результате расхождения признаков в результате естественного отбора. Различные подчиненные группы природной системы, категории класса, порядка, семейства, рода и т.д. Являются большими или меньшими ветвями генеалогического древа, и степень их расхождения указывает на степень генеалогического сродства родственных организмов друг с другом и с общей предковой формой" (ii., стр. 420).

Таким образом, степень систематического родства - это степень генеалогического родства. Из этого следует, что естественная система классификации может быть немедленно преобразована в генеалогическое древо, и это фактически то, что Геккель делает в "*Общей морфологии*". Генеалогические древа, изображенные во втором томе (листы i.-viii.), представляют собой не что иное, как графические изображения обычных систематических взаимоотношений организмов с добавлением нескольких гипотетических предковых групп или форм, придающих всему генеалогический оборот.

Если генеалогическое древо действительно представлено естественной системой, то, по-видимому, для каждого рода должна быть постулирована единственная предковая форма, для каждой группы родов - единственная более примитивная форма, и так в целом для каждой из высших классификационных категорий, вплоть до типа. Виды одного рода должны происходить от общей предковой формы, роды одного семейства - от одного семейства *Urform* и так далее для более высоких категорий.

Это следствие было недвусмысленно признано Геккелем. "Роды и семейства, - пишет он, - как следующие высшие систематические категории, представляют собой вымершие виды, которые распались на дивергентную группу форм (*Formenbüschel*)" (ii., стр. 420).

Таким образом, считалось, что архетип рода, семьи, отряда, класса и типа в какое-то время реально существовал.

Естественная система классификации основана на правильном понимании различия между гомологическими и аналогичными признаками. Геккель, следуя Дарвину, естественно интерпретирует первое как результат наследования, второе - как результат адаптации, используя эти слова, как мы можем отметить, в их общепринятом значении, а не в абстрактном пустом смысле, который он ранее им приписывал. [370] Аналогичным образом "тип организации", в смысле фон Бэра, был обусловлен наследственностью, "степень дифференциации" - адаптацией.

До сих пор Геккель просто подчеркивал то, что Дарвин уже сказал в "*Происхождении видов*". Но своим изложением "биогенетического закона" и особенно тем, как умело он его использовал, Геккель пошел на шаг дальше Дарвина и оказал, возможно, более непосредственное влияние на эволюционную морфологию, чем сам Дарвин.

Геккель не был первым, кто открыл закон перепросмотра. Случилось так, что за несколько лет до публикации "*Общей морфологии*" Геккеля, немецкий врач по имени Фриц Мюллер, работавший в Бразилии, работал над развитием ракообразных, непосредственно вдохновленный теорией Дарвина, и опубликовал в 1864 году книгу [371] в которой он показал, что индивидуальное развитие дает ключ к пониманию ракообразных. история предков.

Он полагал, что прогрессивная эволюция может происходить двумя различными путями. "Потомки ... достичь новой цели, либо рано или поздно отклоняясь, все еще находясь на пути к форме своих родителей, либо проходя этот курс без отклонений, но затем вместо того, чтобы стоять на месте, продвигаясь еще дальше" (англ. пер., стр. 111). В первом случае история развития потомков согласуется с историей развития предков только до определенного момента, а затем расходится. "Во втором случае все развитие прародителей также проходит через потомков, и, следовательно, поскольку производство вида зависит от этого второго способа прогресса, историческое развитие вида будет отражено в истории его развития" (стр. 112).

Конечно, повторение истории предков не будет ни буквальным, ни расширенным. "Исторические записи, сохраняемые в истории развития, постепенно *стираются* по мере того, как развитие переходит в постоянно более прямой путь от яйца к совершенному животному, и оно часто *усложняется* борьбой за существование, которую приходится претерпевать свободноживущим личинкам" (стр. 114).

Отсюда следует, что "первобытная история вида будет сохраняться в истории его развития тем совершеннее, чем длиннее серия молодых стадий, через которые он проходит равномерными шагами; и тем вернее, чем меньше образ жизни молодых отличается от образа жизни взрослых и тем меньше особенностей отдельных молодых состояний можно рассматривать как перенесенные из более поздних в предыдущие периоды жизни или как независимо приобретенные" (стр. 121).

Применив эти принципы к ракообразным, он пришел к выводу, что креветка *Peneus* с ее длительным прямым развитием дает наилучшую и наиболее достоверную картину родовой истории Malacostraca, и что, соответственно, науплиусы и личинки зоеи представляют важные предковые стадии. Он счел возможным связать различные личиночные формы ракообразных таким образом, чтобы составить картину первобытной истории класса, и предпринял смелую попытку выяснить филогению различных групп.

Мысль о том, что развитие повторяет эволюцию, уже подразумевалась в первом издании "*Происхождения*", но заслуга первого ясного и подробного изложения этого принадлежит Ф. Мюллеру.

Во многом в той же форме, в какой она была предложена Мюллером, она была принята Геккелем и стала краеугольным камнем его эволюционной эмбриологии. Геккель дал ей более точную и техническую формулировку, но не добавил к ней ничего принципиально нового.

Для этого удобно использовать его термин — биогенетический закон (*Biogenetische Grundgesetz*) — чтобы отличить его от законов Меккеля-Серреса и фон Бэра, с которыми его так часто путают.

Утверждение Геккеля об этом лучше всего можно резюмировать его собственными словами: "Онтогенез, или развитие органической особи, представляющее собой серию изменений формы, которые проходит каждый индивидуальный организм в течение всего времени своего индивидуального существования, непосредственно обусловлено филогенезом, или развитием органической группы (филона), к которой он принадлежит.

"Онтогенез - это короткое и быстрое повторение филогенеза, обусловленное физиологическими функциями наследственности (размножение) и адаптации (питание). Органическая особь (как морфологическая особь от первого до шестого порядка) повторяет в течение быстрого и короткого хода своего индивидуального развития наиболее важные изменения формы, которые претерпели ее предки в течение длительного и медленного хода своей палеонтологической эволюции в соответствии с законами наследственности и адаптации.

"Полное и точное повторение филетического бионтического развитием стирается и сокращается вторичным сокращением, поскольку онтогенез прокладывает для себя все более прямой путь; соответственно, повторение тем полнее, чем длиннее последовательно пройденный ряд молодых стадий.

"Полное и точное повторение филетического бионтического развитием фальсифицируется и изменяется вторичной адаптацией, поскольку бион [372] в ходе своего индивидуального развития приспосабливается к новым условиям: соответственно, повторение тем точнее, чем

больше сходство между условиями существования, в которых развивались соответственно бион и его предки" (ii., стр. 300).

Следует заметить, что последние два положения заимствованы почти дословно у Ф. Мюллера.

Теперь мы увидели, что естественная система классификации дает истинную картину генеалогических взаимоотношений организмов, что меньшие и более крупные классификационные группы соответствуют большим или меньшим ветвям генеалогического древа. Если онтогенез является повторением филогенеза, мы должны ожидать, что эмбрион повторит организацию сначала предка типа, затем предка класса, отряда, семейства и рода, к которому он принадлежит. Должен существовать тройственный параллелизм между естественной системой, онтогенезом и филогенезом (ii., стр. 421-2).

Следует заметить, что здесь подразумевается аналогия между биогенетическим законом и законом фон Бэра, поскольку оба утверждают, что развитие идет от общего к особенному, что чем дальше назад в развитии вы продвигаетесь, тем более обобщенной вы находите структуру эмбриона; оба также утверждают, что дифференциация структуры происходит не по одной прогрессивной или регрессивной линии, а в нескольких расходящихся направлениях.

Но аналогия между биогенетическим законом и законом Меккеля-Серреса еще более очевидна, а сходство между ними гораздо более фундаментальное. Знаменательным фактом является то, что в своей теории тройственного параллелизма Геккель просто реанимировал в эволюционной форме доктрину, широко обсуждавшуюся в сороковых и пятидесятых годах, [373] и отстаиваемую, в частности, Л. Агассисом, [374] доктрина, которую следует рассматривать как развитие или расширение закона Меккеля-Серреса. [375] Это точка зрения, согласно которой существует параллелизм между естественной системой, эмбриональным развитием и палеонтологической преемственностью. На самом деле, как утверждал Агассис, эта доктрина применима ни к типам, ни, как общее правило, к классам, а просто к порядкам. Он считал, что это хорошо проиллюстрировано на примере криноидов: "Последовательные стадии эмбрионального роста криноидов как бы типизируют основные формы криноидов, которые характеризуют последовательные геологические формации. Во-первых, он напоминает кистойды палеозойских пород, которые представлены его простой сфероидальной головкой; затем платикриноиды каменноугольного периода с несколькими покрытиями; затем пентакриноиды лиаса и оолита с их завитками цирритов; и, наконец, когда он освобожден от своей ножки, он выделяется как самый высокий криноид, как выдающийся тип семейства в настоящий период " (стр. 171).

Следует помнить, что закон Меккеля-Серреса выражал идею о том, что высшие животные повторяют в своем онтогенезе взрослую организацию животных, стоящих ниже по шкале. Поскольку Геккель ясно осознавал, что линейное расположение животного царства было простым искажением реальности и что разветвленное расположение групп более точно отражает реальные отношения животных друг к другу, он, конечно, не мог принять теорию Меккеля-Серреса в ее первоначальном виде. Но он принял главный принцип этого, когда утверждал, что каждая стадия онтогенеза имеет своего двойника во взрослой наследственной форме. Такие предковые формы могут существовать, а могут и не существовать в качестве реальных видов в настоящее время; их можно обнаружить, а можно и не обнаруживать в виде окаменелостей. В том, что они реально существовали либо сейчас, либо в какую-то прошлую эпоху, Геккель никогда не сомневался. При построении филогенетических деревьев

он был настолько уверен в истинности своего биогенетического закона, что в значительной степени игнорировал и последовательно преуменьшал важность данных палеонтологии.

Биогенетический закон отличался от закона Меккеля-Серреса главным образом тем обстоятельством, что многие взрослые низшие формы, организация которых, как предполагалось, повторялась в развитии высших животных, были чисто гипотетическими, выведенными непосредственно из изучения онтогенеза и систематических взаимосвязей. Гипотетические формы предков, которые таким образом постулировались теорией, естественным образом заняли свое место в естественной системе, поскольку они были всего лишь конкретными проекциями или архетипами классификационных групп.

Трансценденталисты, конечно, рассматривали эволюцию, будь то реальную или идеальную, как односерийный процесс, тогда как Геккель рассматривал ее как многосерийный и дивергентный. Именно здесь проявляется поверхностное соответствие биогенетического закона закону фон Бэра.

Мы могли бы почти подытожить отношение биогенетического закона к законам фон Бэра и Меккеля-Серра, сказав, что это был закон Меккеля-Серра, применяемый к дивергентной дифференциации, поддерживаемой фон Бэром, а не к одномерному развитию, в которое верили трансценденталисты.

Насколько близко на практике закон Геккеля подошел к теории перепросмотра трансценденталистов, можно увидеть из отрывков, подобных следующему, с его частичным признанием *идеи* Эшеля: [376]— "Столь высокому и сложному организму, как организм человека ... поднимается вверх из простого клеточного состояния и, прогрессируя в своей дифференциации и совершенствовании, проходит через ту же серию трансформаций, через которые прошли его животные прародители на протяжении огромных промежутков времени, невообразимые века назад.... Определенные очень ранние и низкие стадии развития человека и других позвоночных животных вообще во многих чертах строения полностью соответствуют условиям, которые сохраняются для жизни низших рыб. Следующая фаза, которая следует за этим, представляет нам превращение рыбоподобного существа в разновидность земноводного животного. В более поздний период млекопитающее со своими особыми характеристиками развивается из амфибии, и мы можем ясно видеть на последовательных стадиях его более позднего развития серию шагов прогрессивной трансформации, которые, очевидно, соответствуют различиям различных отрядов и семейств млекопитающих". [377]

Биогенетический закон вышел за рамки как закона Меккеля-Серреса, так и закона фон Бэра в том смысле, что он признал, что наследственная история вида частично определяет ход развития индивида, что в определенном смысле, хотя и не в том грубом виде, в каком предполагал Геккель, филогенез является причиной онтогенеза. Эта мысль о том, что организм прежде всего является историческим существом, конечно, подразумевается в идее эволюции, действительно является ее сущностным ядром. Уберите этот элемент из биогенетического закона — дело несложное, — и он станет просто законом идеалистической морфологии, применимым к эволюции, рассматриваемой как идеальный процесс, как прогрессивное развитие в Божественной мысли архетипических моделей.

Как книга, "*Общая морфология*" сильно страдает от принятой сухой, схематичной, почти схоластической манеры изложения. Прусская мания Геккеля к организации, к абсолютным

различиям, к скованному железом формализму проявляется здесь в полной мере. Лечение, менее адекватное разнообразию, текучести и изменчивости живых существ, трудно себе представить.

Его доктрина, хотя и остается по существу неизменной, получает в его более поздних работах менее формальное и более конкретное выражение, и, в частности, его взгляды на биогенетический закон претерпевают некоторые небольшие изменения.

Даже в "*Общей морфологии*" Геккель признавал, что онтогенез не является ни полным, ни абсолютно точным повторением филогенеза; он признал, вслед за Ф. Мюллером, что истинный ход повторения часто модифицировался личиночными и плодовыми адаптациями. Со временем он был вынужден все больше и больше уклоняться от ответа на этот вопрос, и, наконец, в своей *Антропологии* (1874) и во второй статье о теории желудка (1875), [378] ему пришлось провести различие между палингенетическими и ценогенетическими признаками, которые широко использовались последующими авторами.

Различие может быть дано собственными словами Геккеля: "Те онтогенетические процессы, — пишет он, — которые должны быть немедленно отнесены, в соответствии с биогенетическим законом, к более ранней полностью развитой *независимой предковой форме* и передаются от нее по *наследственности*, очевидно, обладают *первостепенной* важностью для понимания случайнoфизиологических отношений; с другой стороны, те процессы развития, которые проявляются впоследствии через *адаптацию* к потребностям эмбриональной или личиночной жизни и, соответственно, не могут *пот* может рассматриваться как повторение организации более ранней независимой формы предков, явно может иметь для понимания истории предков лишь весьма подчиненное и *второстепенное* значение.

"Первый я назвал *палингенетическим*, второй *ценогенетическим*. Рассматриваемый с этой критической точки зрения, весь онтогенез распадается на две основные части: во—первых, *палингенез*, или "воплощенная история" (*Auszugsgeschichte*), и, во-вторых, *ценогенез*, или "поддельная история" (*Fälschungsgeschichte*). Первый — это истинное онтогенетическое воплощение или краткое перепросмотр прошлой эволюционной истории; второй — полная противоположность, новый чужеродный ингредиент, фальсификация или сокрытие филогенетического воплощения ". [379]

В качестве примеров палингенетических процессов в развитии амниот, например, можно привести деление двух первичных зародышевых листков, образование простой хорды между мозговой трубкой и пищеварительным каналом, появление простого хрящевого черепа, жаберных дуг и их сосудов, примитивных почек, примитивного трубчатого сердца, парной аорты и кардинальных вен, гермафродитического зачатка гонад и так далее. Ценогенетические процессы, с другой стороны, включают такие явления, как образование желтка и эмбриональных оболочек, временное аллантаическое кровообращение, пупок, изогнутая и сжатая форма эмбриона и тому подобное.

Наиболее важными явлениями, подлежащими включению в общую рубрику ценогенеза, являются, во-первых, появление пищевого желтка и, во-вторых, те аномалии развития, которые Геккель классифицировал как гетерохронии и гетеротопии.

Именно влиянием различного количества желтка, присутствующего в яйце, обусловлены большие различия в процессах сегментации и гастрюляции, которые почти маскируют их истинное значение.

Гетерохронные процессы - это такие процессы, которые возникают в результате нарушения надлежащего филогенетического порядка наследования: гетеротопические процессы аналогичным образом вызываются перемещением клеток из одного зародышевого слоя в другой. Эти два класса явлений представляют собой нарушения либо надлежащего пространственного, либо надлежащего временного соотношения частей в процессе развития.

Гетерохрония проявляется, как правило, либо как ускорение, либо как замедление событий развития по сравнению с их относительным временем возникновения в течение филогенеза. Таким образом, хорда, мозг, глаза, сердце появляются раньше в онтогенетическом ряду, чем в филогенетическом, в то время как, с другой стороны, перегородка ушных раковин появляется в развитии высших позвоночных раньше межжелудочковой перегородки, что, несомненно, является изменением филогенетического порядка.

Случаи гетеротопии или развития органов в положении или зародышевом слое, отличном от того, в котором они первоначально возникли в филогенезе, найти не так-то просто. Согласно Геккелю, происхождение генеративных продуктов в мезодерме является гетеротопическим феноменом, поскольку он считает, что они должны были возникнуть филогенетически в одном из двух первичных слоев, эктодерме или энтодерме.

Следует отметить, что для принятия решения о том, какие процессы являются палингенетическими, а какие ценогенетическими, по общему признанию, требуется помощь сравнительной анатомии (стр. 412).

Морфологические представления Геккеля, и особенно его биогенетический закон, вызвали много негативной критики со стороны таких людей, как Он, Клаус, Саленски, Земпер и Гетте. Его главная работа, *"Общая морфология"*, также не была встречена с особой благосклонностью. Тем не менее, поскольку он действительно высказал, хотя и в грубой, догматичной и экстремальной манере, основные гипотезы, на которых основана эволюционная морфология, его историческое значение огромно. Возможно, его нельзя считать типичным для морфологов своего времени — он был слишком резким материалистом, слишком большим популяризатором грубой и банальной философии природы. С точки зрения конкретных достижений в области чистых исследований он заметно отставал от многих своих современников.

Его друг Карл Гегенбаур, получивший большую и заслуженную репутацию благодаря своим виртуозным исследованиям морфологии позвоночных, [380] был более здравомыслящим человеком и, вероятно, оказал более широкое и, безусловно, более благотворное влияние на молодое поколение профессиональных морфологов, чем более блестящий Геккель. Это правда, что в своей знаменитой книге *"Основы анатомии животных"*, второе издание которой, опубликованное в 1870 году, вскоре стало считаться классическим учебником эволюционной морфологии, Гегенбаур изложил почти те же общие принципы, что и Геккель, и назвал *"Общую морфологию"* как главный и фундаментальный труд по морфологии животных. Но на страницах Гегенбаура геккелевские доктрины модифицируются и смягчаются сильным здравым смыслом и глубоким пониманием старой классической или кювье-морфологии, которые характеризуют

работы Гегенбаура. Согласно Геккелю, [381] На Гегенбаура большое влияние оказал Й. Мюллер, который, как мы знаем, придавал такое же значение функции, как и форме.

"Общая часть" учебника Гегенбаура во многих отношениях является важным документом и заслуживает пристального внимания.

Прежде всего отметим, что физиология и морфология рассматриваются Гегенбауром как совершенно разные науки, с разным предметом и разными методами. "Задачей физиологии является исследование функций животного организма или его частей, отнесение этих функций к элементарным процессам и их объяснение с помощью общих законов. Исследование материального субстрата этих функций, формы тела и его частей, и объяснение этой формы составляют задачу морфологии" (2-е изд., стр. 3).

Морфология естественным образом делится на два раздела — сравнительную анатомию и эмбриологию. Методом сравнительной анатомии является *сравнение* (стр. 6), и при использовании этого метода следует учитывать "пространственные отношения частей друг к другу, их количество, протяженность, структуру и фактуру". Посредством сравнения можно расположить органы непрерывными рядами, и в ходе этого процесса становится очень ясно, "что физиологическая ценность органа ни в коем случае не постоянна в различных формах-состояниях органа, что орган, посредством простой модификации своих анатомических соотношений, может выполнять очень разные функции. Исключительный учет их физиологических функций поместил бы морфологически родственные органы в разные категории. Из этого следует, что в сравнительной анатомии мы никогда не должны в первую очередь рассматривать функцию органа. Физиологическая ценность принимается во внимание лишь во вторую очередь, когда мы должны реконструировать отношение к организму в целом модификации, которой подвергся орган по сравнению с другим его состоянием. Таким образом, сравнительная анатомия показывает нам, как располагать органы последовательно; внутри этих рядов мы встречаемся с вариациями, которые иногда незначительны, а иногда больше по протяженности; они влияют на протяженность, количество, форму и текстуру частей органа и могут даже, хотя и в незначительной степени, привести к изменению положения" (стр. 6).

Жоффруа Сент-Илер подписался бы под каждым словом в подтверждение своего "принципа взаимосвязей".

Между сравнительной анатомией и эмбриологией существует тесная связь, поскольку одно проливает свет на другое. "В то время как в некоторых случаях один и тот же орган демонстрирует лишь незначительные изменения в своем развитии от ранних зачатков до совершенного состояния, в других случаях орган подвергается многочисленным модификациям, прежде чем достигает своей окончательной формы; мы видим, как в нем появляются части, которые позже исчезают, мы наблюдаем изменения в нем во всех его анатомических отношениях, изменения, которые могут даже повлиять на его текстуру. Этот факт имеет большое значение, поскольку те изменения, которые орган претерпевает в процессе своего индивидуального развития, приводят к состояниям, которые орган в других случаях демонстрирует постоянно, или, по крайней мере, первое появление органа эквивалентно постоянному состоянию в другом организме. Если, таким образом, полностью развитый орган в каком-либо частном случае модифицирован настолько сильно, что его надлежащее отношение к какому-либо ряду органов затемнено, это отношение может быть прояснено знанием развития органа. Более раннее состояние, указанное таким образом, позволяет с легкостью найти

подходящее место для органа и таким образом вставить его в уже известный ряд. Таким образом, отношения, которые мы наблюдаем при серийности органов, эквивалентны процессам, которые в определенных случаях аналогичным образом протекают при индивидуальном развитии органа. Таким образом, эмбриология вступает в теснейшую связь со сравнительной анатомией.... Это учит нас узнавать органы в их самых ранних состояниях и связывает их с постоянными состояниями других, посредством чего они заполняют пробелы, с которыми мы встречаемся в различных рядах, образованных полностью развитыми органами тела" (стр. 6-7).

Это признание параллелизма между сравнительной анатомией и эмбриологией, конечно, является ядром закона Меккеля-Серреса. Для Гегенбаура это имело совершенно определенное эволюционное значение — он разделял его эволюционную форму, биогенетический закон. Насколько близка его концепция связи между онтогенезом и филогенезом к старому закону Меккеля-Серреса, можно судить по следующему отрывку, взятому из более поздней работы: "Таким образом, онтогенез представляет в определенной степени сокращенное или обобщенное палеонтологическое развитие. Стадии, через которые проходят высшие организмы в своем онтогенезе, соответствуют стадиям, которые сохраняются у других в качестве окончательной организации. Эти эмбриональные стадии могут быть соответственно объяснены путем сравнения их со зрелыми стадиями низших организмов, поскольку мы рассматриваем их как формы, унаследованные от предков, принадлежащих к таким низшим стадиям" [382] (стр. 6).

Стоит отметить, что, по мнению Гегенбаура, сравнительная анатомия была важнее эмбриологии, что эмбриология вряд ли могла существовать как независимая наука, поскольку она всегда должна искать интерпретацию своих фактов в фактах сравнительной анатомии (*Grundzüge*, стр. 7-8).

Хотя Гегенбаур был солидарен со всеми "чистыми" морфологами, будь то эволюционисты или дозволюционисты, в том, что сводило к минимуму, насколько это было возможно, важность функции в изучении формы, он был слишком осторожным и трезвым мыслителем, чтобы не осознавать огромную роль, которую на самом деле играет функция. Таким образом, он классифицировал органы в соответствии с их функцией на те, которые устанавливают отношения с внешним миром, и те, которые имеют отношение к питанию и размножению, во многом так же, как это делал Биша до него.

Подобно Дарвину, Геккелю и большинству эволюционистов, он интерпретировал гомологическое сходство животных как обусловленное наследственностью, а их различия - как обусловленные адаптацией, [383] но он не принял грубое и поверхностное определение этих терминов Геккелем. Для Гегенбаура наследственность была удобным выражением факта передачи, и ее не объясняли навскидку как простой механический результат определенной материальной структуры, передаваемой от зародыша к зародышу. Адаптацию он определял таким образом, чтобы она максимально полно учитывала функцию и была максимально удалена от определения Геккеля как прямого механического воздействия окружающей среды на организм. "Организм изменяется, - пишет Гегенбаур, - в соответствии с условиями, которые на него влияют. Последующие *адаптации* следует рассматривать как постепенные, но неуклонно прогрессирующие изменения в организации, к которым стремятся в течение индивидуальной жизни организма, которые сохраняются путем передачи в ряде поколений и далее развиваются

посредством естественного отбора. То, что было приобретено предком, становится наследием потомка. Таким образом, адаптация и передача поочередно эффективны, причем первая представляет собой модифицирующий, а вторая - консервативный принцип.... Адаптация начинается с изменения функции органов, так что *физиологические отношения* органов играют в ней наиболее важную роль. Поскольку адаптация - это всего лишь материальное выражение этого изменения функции, модификацию функции в той же степени, что и ее выражение, следует рассматривать как постепенный процесс. Таким образом, при адаптации указывается на наиболее тесную связь между функцией и структурой органа. Физиологические функции в определенном смысле управляют структурой; и до сих пор то, что является морфологическим, подчинено тому, что является физиологическим" (*Элементы*, стр. 8-9). Гегенбаур признавал также, что морфологическая дифференциация в значительной степени зависела от физиологического разделения труда (*Грундзюге*, стр. 49).

Очевидно, что Гегенбаур живо осознал важность функции, и в этом отношении, как и в других, он намного превосходит Геккеля. То же самое заметно в его трактовке корреляции. Геккель не имел ни малейшего представления об истинном значении корреляции. Для него, как и для Дарвина, это сводилось к закону коррелятивной изменчивости, согласно которому "фактическая адаптация изменяет не только те части организма, которые непосредственно затронуты ее влиянием, но и другие части, которые непосредственно не затронуты ею". [384] Такая "коррелятивная адаптация" была обусловлена тем, что питание является "связанной, централизованной деятельностью".

Гегенбаур, напротив, твердо усвоил концепцию Кювье и выразил ее в безошибочных терминах. "Как действительно следует из представления о жизни как гармоничном выражении суммы явлений, строго определяющих друг друга, никакая деятельность органа в действительности не может рассматриваться как существующая сама по себе. Каждый вид функции (*Verrichtung*) предполагает ряд других функций, и соответственно каждый орган должен находиться в тесной связи со всеми остальными и зависеть от них" (*Грундзюге*, стр. 71). Организм следует рассматривать как индивидуальное целое, которое в такой же степени обусловлено своими частями, в какой одна часть обусловлена другими. Для понимания корреляции, безусловно, необходимо знание функций и функциональных отношений организма с окружающей средой.

Морфологическая система Гегенбаура была полностью эволюционной. "Наиболее важная часть сравнительной анатомии, - по мнению Гегенбаура, - заключается в поиске указаний на генетическую связь в организации тела животного" (*Элементы*, стр. 67).

Самый важный ключ к обнаружению этой генетической связи, конечно, дает гомология; это действительно главный принцип эволюционной морфологии: то, что является общим в организации, обусловлено общим происхождением, а то, что является дивергентным, обусловлено адаптацией. "Гомология ... соответствует гипотетическому генетическому родству. В более или менее четкой гомологии мы имеем выражение более или менее тесной степени родства. Кровное родство становится сомнительным ровно в той мере, в какой доказательство гомологии является неопределенным" (*Элементы*, стр. 63).

Стоит отметить, что, хотя Гегенбаур в целом согласен с Геккелем в том, что морфологические отношения действительно генеалогичны, что, например, каждый тип имеет свою наследственную форму, он предостерегает от слишком поспешного предположения о существовании генетической связи между двумя формами на основе сравнения одного или

двух органов. "Рассматривая сравнительную анатомию с генеалогической точки зрения, требуемой теорией эволюции, - пишет он, - мы должны принимать во внимание тот факт, что связи почти никогда не могут быть обнаружены в реальных генеалогически связанных объектах, поскольку мы почти всегда имеем дело с расходящимися членами эволюционного ряда. Мы выводим, например, кровеносную систему насекомых из системы ракообразных ... но не существует ни формы, которая ведет непосредственно от ракообразных к насекомым, ни какого-либо организационного состояния (*Organizationszustand*), которое как таковое свидетельствовало бы о переходе. Даже когда одну точку организации можно обозначить как переходную, многочисленные другие моменты мешают нам рассматривать весь организм строго в том же свете" (*Грундзюге*, стр. 75). Настоящие предковые формы, как правило, не могут быть обнаружены ни среди ныне живущих видов, ни часто среди вымерших. "Когда мы выстраиваем родственные формы в ряд посредством сравнения и пытаемся вывести более сложную из более простой, мы распознаем в низших и более простых формах только сходство с предковой формой, которая остается по существу гипотетической" (стр. 75).

Факты развития, продолжает Гегенбаур, очень помогают нам в поиске предковых форм, поскольку ранние стадии онтогенеза высокоорганизованного животного дают нам некоторое представление об организации его первоначального предка. В этом отношении особенно важны признаки, общие для раннего онтогенеза всех членов большой группы (ср. закон фон Бэра).

Гегенбаур отличает гомологичные или морфологически эквивалентные структуры от аналогичных или физиологически эквивалентных, точно так же, как это делали Оуэн и более старые анатомы. Подобно фон Бэру, он признает гомологии, как правило, только внутри типа.

Однако он внес в общий фонд полезный анализ концепции гомологии и установил определенные ее классы и степени. Сначала он провел различие между общей и специальной гомологией в совершенно ином смысле, чем Оуэн.

Общая гомология, в смысле Гегенбаура, относится к сходству органов внутри организма и включает в себя четыре вида сходства: гомотипию, гомодинамию, гомономию и омонимию. Правый и левый органы гомотипичны, метамерные органы гомодинамичны; гомономия - это отношение, примером которого являются лучи-плавники или пальцы, которые расположены относительно поперечной оси тела; омонимия - это своего рода метамерия во вторичных частях (не главной оси) тела, и проявляется в различных подразделениях придатков (*Грундзюге*, стр. 80).

С другой стороны, особая гомология связана со сходством органов у разных животных. Интересно то, что Гегенбаур определяет это генетически. Особая гомология - это название, которое мы даем "отношениям, возникающим между двумя органами, которые имели общее происхождение и которые также имеют общую эмбриональную историю" (*Элементы*, стр. 64). Это его определение; но на практике Гегенбаур устанавливает гомологии путем сравнения точно так же, как это делали анатомы старшего поколения, и выводит общее происхождение из гомологии, а не гомологию из общего происхождения.

"Особые гомологии, - продолжает он, - должны быть снова разделены на подразделения, в зависимости от того, остаются ли рассматриваемые органы по существу неизменными по своим морфологическим признакам или изменяются в результате добавления или удаления частей"

(стр. 65). В первом случае гомология называется "полной", во втором - "неполной". Таким образом, кости предплечья полностью гомологичны всем классам позвоночных, начиная с амфибий, в то время как сердце рыбы не полностью гомологично сердцу млекопитающего.

Независимо от Гегенбаура сэр Э. Рэй Ланкестер предложил в 1870 году генетическое определение гомологии. [385] Он действительно предложил вообще отказаться от термина "гомология" на том основании, что он включает в себя множество сходств, которые, очевидно, не были обусловлены общим происхождением — как, например, сходство метамеров. Точно так же органы, которые были гомологичны в обычном смысле, такие как сердце птиц и млекопитающих, могли возникнуть в ходе эволюции отдельно. Поэтому он предложил, чтобы "структуры, которые генетически связаны, поскольку они имеют единственного представителя у общего предка", назывались *гомогенными* (стр. 36). Все остальные сходства следовало бы назвать *гомопластическими*. "Гомоплазия включает все случаи близкого сходства формы, которые не прослеживаются до гомогенности, все детали согласования неоднородны, в структурах, которые в целом гомогенны, а также в структурах, не имеющих генетического родства" (стр. 41). Серийная гомология, например, была случаем гомоплазии.

Термин "аналогия" должен был быть сохранен для случаев функционального сходства, будь то гомогенное или нет.

Попытка была интересной, но большинство морфологов мудро придерживались старой концепции гомологии, несмотря на заявление Ланкестера о том, что это относится к более старой "платонической" философии и должно быть заменено термином, более созвучным новой философии эволюции.

[366] *Общая морфология организма. Allgemeine Grundzüge der organischen Formenwissenschaft, mechanisch begründet durch die von Ch. Darwin reformierte Descendenztheorie.* Berlin, 1866. Reprinted in part as *Prinzipien der generellen Morphologie der Organismen.* Berlin, 1906.

[367] Он упоминает в качестве своих предшественников в этой области Бронна, Й. Мюллера, Бурмейстера и Г. Ягера.

[368] In *Grundriss einer Allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien*, Berlin, 1887, and *Kunstformen der Natur*, Suppl. Heft, Leipzig.

[369] Геккель глубоко восхищался морфологическими работами Гете. Любопытное совпадение, что творчество Гете, Окена и Геккеля было тесно связано с городом Йена.

[370] Но он сам бы в этом не признался! См. *Бытие. Морф.*, ii., стр. 11.

[371] *О Дарвине*, 1864. Англ. перевод, Даллас как *Факты и аргументы в пользу Дарвина*, Лондон, 1869.

[372] Бион является физиологическим, поскольку морфон является морфологическим, индивидуальным.

[373] См. Vogt, *Embryologie des Salmones*, стр. 259, 1842, и *выше*, стр. 230.

[374] *Очерк классификации*, Лондон, 1859.

[375] На это намекал Тидеманн. "Ясно, что, переходя от более ранних слоев к более поздним, можно установить градацию ископаемых форм от простейших организованных животных, полипов, до наиболее сложных, млекопитающих, и что, соответственно, животный мир в целом имеет свои периоды развития точно так же, как отдельный индивидуальный организм. Виды и роды, которые вымерли в процессе эволюции, можно сравнить с органами, которые исчезают в процессе развития отдельного животного" (стр. 73, 1808).

[376] *История создания*, том i, стр. 310, 1876. Translation of the *Natürliche Schöpfungsgeschichte*, 1868.

[377] Ср. параллельный отрывок из Серра, *выше*, стр. 82.

[378] *Jenaische Zeitschrift*, ix., стр. 402-508, 1875.

[379] *Цит. по.*, ix., стр. 409.

[380] *Основные принципы управления. Anatomie d. Вурбельтьер*, Лейпциг, i, 1864; ii, 1865; и iii, 1872.

[381] "U. d. Biologie in Jena während des 19 Jahrhunderts," *Jenaische Zeitschrift*, xxxix., pp. 713-26, 1905.

[382] *Великий город вергль. Анатомия*, 1874, 2-е изд., 1878. Пер. с англ. Ф. Джеффри Белл, переработанный Э. Рэем Ланкестером, как *Элементы сравнительной анатомии*, Лондон, 1878.

[383] "Эта теория (эволюции) показывает, что то, что раньше называлось "структурным планом" или "типом", представляет собой сумму предрасположенностей (*Einrichtungen*) организации животных, которые сохраняются наследственностью, в то время как она объясняет модификации этих предрасположенностей как адаптивные состояния. Наследственность и адаптация, таким образом, являются двумя важными факторами, через которые можно понять как единство, так и разнообразие организации" (*Грундзюге*, стр. 19).

[384] *История творения*, i, стр. 241-2.

[385] "Об использовании термина гомология в современной зоологии и различии между гомогенными и гомопластическими соглашениями", *Ann. Mag. Нац. История*. (4), vi., стр. 35-43, 1870.

ГЛАВА XV

РАННИЕ ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Геккель и Гегенбаур задали моду на филогенетические спекуляции, и вплоть до середины восьмидесятых, когда начал раздаваться голос скептиков, главной заботой молодых морфологов было построение генеалогических деревьев. Период примерно с 1865 по 1885 год вполне можно было бы назвать вторым спекулятивным или трансцендентальным периодом морфологии, отличающимся от первого периода трансцендентализма только большей частью

его позитивных достижений. Следует помнить, что более поздние исследователи (по крайней мере, ближе к концу этого периода) имели огромные преимущества перед своими предшественниками в отношении оборудования и техники; они владели хорошо оборудованными лабораториями в университетских городках и на берегу моря; в их распоряжении были усовершенствованные микроскопы и микротомы; в то время как совершенно новая техника микроскопической анатомии с ее бесконечным разнообразием красителей и реактивов позволила исследователю за один день подтвердить то, на открытие чего фон Бэру и Мюллеру потребовались недели мучительных усилий. [386] Но демократизация морфологии, последовавшая за упрощением средств ее исследования, оставила пагубное наследие в виде детальной и неразумной работы, призванной уравновесить очень большие и реальные достижения, которые стали возможными только благодаря техническим усовершенствованиям.

Этот период быстрого развития, наступивший вскоре после начала эволюции и стократно умноживший конкретные факты морфологии, для нашей настоящей цели может быть удобно разделен на два несколько пересекающихся периода, о втором из которых можно сказать, что он начался с изложения Геккелем его теории желудка. К первому периоду относятся эволюционные спекуляции, связанные с именами Ковалевского, Дорна, Семпера и других; характерной чертой второго периода является преобладающее влияние, оказываемое на филогенетические спекуляции доктриной зародышевого слоя в ее двух основных эволюционных разработках, теориях желудка и кишечника.

В первый период мы могли бы снова выделить две основные тенденции, в зависимости от того, насколько спекуляции основывались главным образом на анатомических или главным образом эмбриологических соображениях, и так получилось, что эти две тенденции очень хорошо иллюстрируются различными теориями происхождения позвоночных, которые начали появляться ближе к семидесятым годам. Соответственно, в этой главе мы очень кратко рассмотрим историю более ранних взглядов на филогению группы позвоночных.

В первые дни, до появления других претендентов на звание предковой формы позвоночных — *баланоглосса*, немертин и остальных, по этому вопросу существовало две основные точки зрения: одну поддерживали Геккель, Ковалевский и другие, согласно которой ближайшим предком позвоночных была форма, несколько напоминающая головастика — асцидию, другую поддерживали в основном Дорн и Земпер, согласно которым позвоночные и членистоногие произошли от общего сегментированного кольчатый или про-кольчатый предок. Первая точка зрения является исторически предшествующей и возникла непосредственно в результате блестящих эмбриологических исследований А. Ковалевского, который проявил себя достойным преемником великого сравнительного эмбриолога Ратке. Его работа действительно была настоящим продолжением работы Ратке. Она не была напрямую вдохновлена эволюцией, хотя и предоставила много полезных подтверждений теории — вы можете прочитать более ранние мемуары Ковалевского и не осознавать, что они были написаны через несколько лет после публикации "*Происхождения видов*".

Его первой работой, имеющей эволюционное значение, была заметка на русском языке о развитии *Amphioxus*, опубликованная в 1865 году. Эта тема была продолжена в двух статьях, которые появились в 1867 году [387] и 1877. [388] В своих работах об *Amphioxus* Ковалевский выделил основные черты в развитии этой примитивной формы и показал, что главные органы

сформировались по существу таким же образом, как у позвоночных; он описал формирование архентерона путем инвагинации, появление мозговых складок, которые сливались, образуя нервный канал, формирование хорды и жаберных щелей. Сначала он допустил ошибку, предположив, что полость тела возникла из полости сегментации, но в своей более поздней статье он справедливо предположил, что она образовалась из полостей "примитивных позвоночных", или мезодермальных сегментов. Происхождение хорды от энтодермы также не было выяснено Ковалевским в его статье 1867 года.

Хотя многие важные детали еще предстоит выяснить более поздним исследователям, [389] Работа Ковалевского сразу сделала развитие *Amphioxus* ключом к эмбриологии позвоночных, типичным онтогенезом, с которым можно сравнить все остальные.

Между тем, в 1866 и 1871 годах Ковалевский опубликовал мемуары, представляющие еще больший интерес, [390], в которых он показал, что простые асцидии развивались чрезвычайно сходным образом с *Amphioxus* и, следовательно, с позвоночными в целом. Его доказательство того, что асцидии также развиваются по типу позвоночных, вызвало большой интерес в то время и, естественно, было одобрено эволюционистами как поразительное свидетельство в пользу их доктрины. Систематическое положение асцидий в то время было довольно неопределенным; их группировали, как правило, с моллюсками, и, конечно, никто не подозревал, что их хорошо известные хвостатые личинки, впервые замеченные Савиньи, демонстрировали какую-либо, кроме самой поверхностной, аналогию с головастиками амфибий. В статьях Ковалевского этот вопрос предстает в ином свете. В первой из них он показал, как нервная система простого асцидиоза развилась из эктодермальных складок точно так же, как это было у амфиокса и позвоночных, как в стенках глотки образовались жаберные щели и как у личинки асцидии существовала структура, которая по положению и способу развития была строгим гомологом хорды позвоночных. В своей второй статье он остановился на гораздо более подробных данных и опубликовал несколько превосходных рисунков, которые с тех пор часто воспроизводятся (см. Рис. 13), но доказательство родства между позвоночными и асцидиями было по существу завершено в его статье 1866 года.

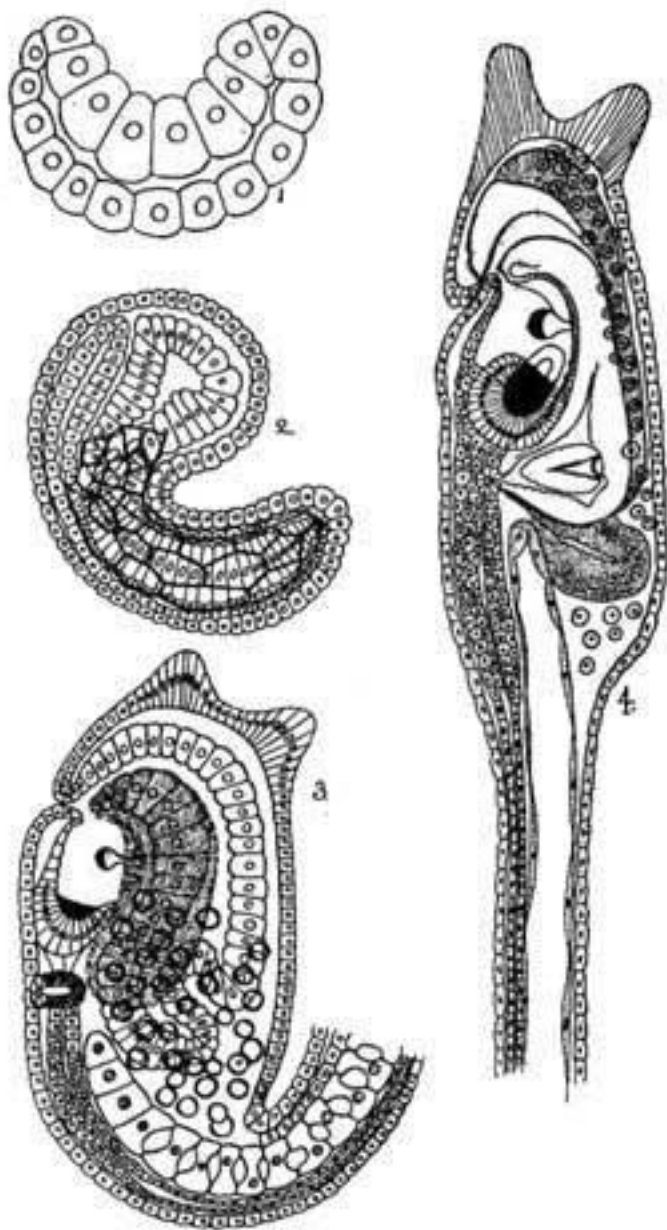


Рис. 13. Развитие личинки асцидии. (По Ковалевскому.)

Результаты Ковалевского были приняты Геккелем, Гегенбауром, Дарвином, [391] и многими другими как убедительное доказательство происхождения позвоночных от формы, напоминающей асцидийного головастика; они были расширены и дополнены Купффером [392] в 1870 году, позже ван Бенеденом и Джулином [393] и многими другими работниками; они подверглись негативной критике со стороны Мечникова [394] и фон Бэр, [395] а также Х. де Лаказ-Дютье и А. Жиард. [396] Лаказ-Датье и фон Бэр оба твердо придерживались старого взгляда, что асцидии были непосредственно сопоставимы с пластинчато-ветвистыми моллюсками; они отрицали гомологию нервной системы асцидий с нервной системой позвоночных, фон Бэр прилагал большие усилия, чтобы показать, что нервный центр асцидий

действительно располагался вентрально. Он также отметил, что "нотохорда" была ограничена хвостом личинки асцидии. Позиция Джиарда ни в коем случае не была столь бескомпромиссной, и критические замечания, которые он высказал в адрес теории Ковалевского, являются одновременно тонкими и поучительными. Он признает, что существует реальная гомология, например, между хордой позвоночных и хордой асцидий. "Но, - добавляет он, - слишком часто забывают, что гомология не обязательно означает непосредственное общее происхождение или тесное родство. Несомненно, существуют гомологии, имеющие большое атавистическое значение — я рассматриваю в качестве таковых, например, образование полости рускони [архентерона] у асцидий и низших позвоночных. Но существуют также адаптивные и чисто аналогичные гомологии, такие как межпальцевое расположение пальцев у водоплавающих птиц, амфибий и млекопитающих. Это не чисто аналогичные органы, поскольку они могут накладываться друг на друга, чего нельзя сказать о просто аналогичных структурах (крыло летучей мыши, например, не может быть наложено на крыло птицы); это гомологичные образования, возникающие в результате адаптации одних и тех же основных органов к идентичным функциям. Такова, на мой взгляд, природа гомологии, существующей между хвостом головастика-асцидии и хвостом *Amphioxus* или молодых амфибий. Личинка асцидии, не имеющая ресничек и обязательно подвижная, нуждается в введении своих мышц или сократительных органов ... центральная гибкая ось, истинная спинная хорда, аналогичная таковой у позвоночных" (стр. 278-9). Эта точка зрения подкрепляется тем фактом, что у *Молгулы*, изученной Лаказ-Дютье, эмбрион практически неподвижен, не образует хорды и никогда не развивает органы чувств в мозговом пузыре.

Общий вывод Джиарда заключается в том, что "истинная гомология с позвоночными прекращается после образования полости Рускони и мозговой борозды: гомологии, установленные Ковалевским для хорды и взаимоотношений пищеварительной трубки и нервной системы, являются не атавистическими, а адаптивными гомологиями" (стр. 282). Соответственно, нет тесного генетического родства между асцидиями и позвоночными.

Критические замечания Джиарда не помогли остановить распространение новой теории, которая вскоре стала общепринятым догматом веры в большинстве морфологических кругов. [397] Падение асцидий из их личиночного состояния послужило текстом для многих дарвиновских проповедей.

Через несколько лет после того, как было установлено генетическое родство асцидий и позвоночных, появилась конкурирующая теория происхождения позвоночных — теория, которая была практически реабилитацией в несколько измененной форме старой концепции Жоффруа о том, что позвоночные - это членистоногие, ходящие на спине. Это была так называемая кольчатая теория Дорна и Семпера. И Дорн, и Семпер исходили из того факта, что кольчатые черви и позвоночные являются похожими сегментированными животными, и существенной частью их теории было то, что это сходство объясняется происхождением от общего сегментированного предка. Оба они придавали большое значение тому факту, что основные органы у позвоночных расположены так же, как у кольчатой черви, лежащей на спине, причем нервная система находится наверху, далее идет пищеварительная система, а ниже - сосудистая.

Более ранние взгляды Дорна изложены в увлекательной небольшой книге, опубликованной в 1875 году и носящей название "*Пружина Вирбельтера и принцип управления функциями*"

(Лейпциг). За этим последовала длинная серия исследований по анатомии и эмбриологии позвоночных, [398] в которой он изменил свои взгляды в некоторых деталях. Мы ограничимся первым наброском его теории.

Если предположить, что Позвоночное произошло от примитивной кольчатой черви, которая научилась ползать или плавать брюшной поверхностью вверх, сразу возникает трудность в отношении относительного положения "мозга" и рта. У позвоночных мозг, как и остальная нервная система, расположен дорсально по отношению ко рту и пищеварительному каналу; однако у перевернутой кольчатой черви мозг расположен вентрально по отношению ко рту и соединен с спинным нервным канатиком спайками, проходящими вокруг пищевода. Следовательно, может показаться, что примитивное позвоночное должно было приобрести либо новый мозг, либо новый рот. Дорн придерживался последней точки зрения. Он предположил, что первоначальный рот примитивного предка располагался *междумозжечковой ножкой в ромбовидной ямке*, и что у позвоночных этот рот был функционально заменен новым вентрально расположенным ртом, образованным медиальным сращением пары жаберных щелей. [399] Вероятно, два рта в какой-то период сосуществовали, и старый был вытеснен растущей функциональной важностью нового рта.

Дорн считал, что жаберные щели произошли от сегментарных органов кольчатых червей, которые изначально присутствовали в каждом сегменте примитивного предка. Сначала жабы были внешними, как у многих современных четвероногих. Для их поддержки в стенке тела естественным образом возникли хрящевые жаберные дуги, и поверхностная мускулатура прикрепилась к этим перекладинам. "Во всех сегментах кольчатых червей - предков позвоночных - существовали жабы с хрящевым скелетом и жаберными дугами в стенке тела. У каждой жабы были свои вены и артерии, у каждой была своя ветвь брюшного нервного шнура, и между каждой последующей парой жаб наружу открывался сегментарный орган" (стр. 14, 1875). Парные плавники и конечности позвоночных возникли в результате функциональной трансформации двух пар этих жаб. Передние жабы стали окончательными внутренними жабрами позвоночного, поскольку они постепенно переместились в устья передних сегментарных органов, которые уже приобрели отверстие в глотку и превратились в настоящие жаберные щели. Задние жабы дегенерировали и исчезли, но их дуги остались в виде ребер. Соответственно, жаберные дуги и ребра были гомологичными структурами и образовывали *теменной* скелет. Задний проход позвоночных, как и рот, вероятно, был вторичным и образовался из пары жаберных щелей, постанальной кишки эмбрионов позвоночных, намекающей на то, что первоначальный задний проход был конечным, как у кольчатых червей. Непарные плавники рыб изначально были парными и, возможно, возникли в результате слияния рядов параподий. Дорн также предположил, что примитивный предок кольчатых червей, должно быть, обладал хордой для поддержки при плавании.

Если позвоночные произошли от примитивных кольчатых предков, как объяснить появление *Amphioxus* и асцидий, которые, по-видимому, являются самыми примитивными из ныне живущих позвоночных и при этом не проявляют особого сходства с кольчатыми? Дорн пытается ответить на этот неудобный вопрос, показывая, что эти формы не примитивны, а вырождаются. Во-первых, он указывает на то, что цикlostомы - это дегенерирующие рыбы, наполовину специализированные, наполовину деградировавшие в процессе адаптации к паразитическому образу жизни. Он считает, что если *Amocoetes* станут половозрелыми и еще больше дегенерируют, то получатся формы, напоминающие *Amphioxus*, и, в конечном счете, если

процесс дегенерации зайдет достаточно далеко, личиночные асцидии. Таким образом, *Amphioxus* вполне можно считать чрезвычайно упрощенным и вырожденным циклостомом, а личинку асцидии - последним членом этого ряда вырождений. Соответственно, и амфиоксы, и асцидии произошли бы от рыб, вместо того чтобы рыбы произошли от них.

Дорн предположил, что превращение кольчатых червей в позвоночных произошло главным образом по причине важного преобразующего принципа, который он называет принципом изменения функций. Каждый орган, считает Дорн, помимо своей основной функции имеет ряд вспомогательных функций, которые только ждут возможности активизироваться.

"Трансформация органа происходит по причине последовательности функций, которыми обладает один и тот же орган. Каждая функция является результирующей нескольких компонентов, из которых один является основной функцией, в то время как другие являются вспомогательными функциями. Ослабление основной функции и усиление вспомогательной функции изменяет общую функцию; вспомогательная функция постепенно становится главной, общая функция становится совершенно иной, и следствием всего процесса является трансформация органа" (стр. 60). Примеры изменения функций найти несложно. Таким образом, желудок у большинства позвоночных выполняет как химическую, так и механическую функцию, но у некоторых форм часть его специализируется на механической стороне работы и становится желудком, в то время как остальная часть ограничивает свою энергию выделением желудочного сока. Точно так же именно в результате изменения функций некоторые подвижные придатки членистоногих превратились в челюсти - их функция захвата пищи постепенно возобладала над их основной функцией ходячих конечностей. В эволюции позвоночных от кольчатых червей этот принцип начал действовать во многих отношениях — при образовании нового рта из жаберных щелей, при трансформации жабр в плавники и конечности, сегментарных органов в жаберные щели и так далее. Дорн говорит нам, что принцип изменения функций был предложен ему в "*Генезисе видов*" Майварта (1870), и он указывает, как это позволяет дать частичный ответ на опасное возражение, выдвинутое против теории естественного отбора, согласно которому первые зачатки новых органов обязательно бесполезны в борьбе за существование.

Мы можем мимоходом отметить, что несколько похожая идея была позже применена Клейненбергом к объяснению некоторых наследственных особенностей развития. Он указал в своих классических мемуарах по эмбриологии кольчатых червей *Lopadorhynchus* [400], что многие эмбриональные органы, по-видимому, формируются с единственной целью - обеспечить необходимый стимул для развития дефинитивных органов. Таким образом, хорда является необходимой предшественницей позвоночного столба, а хрящ - предшественником кости. "С этой точки зрения, - пишет он, - многие рудиментарные органы предстают в ином свете. Их упорное повторное появление на протяжении длинного филогенетического ряда было бы трудно понять, если бы они действительно были не более чем воспоминаниями об ушедших и забытых стадиях. Их значение в процессах индивидуального развития на самом деле может быть гораздо большим, чем это общепризнано. Когда в ходе филогенеза они сыграли свою роль промежуточных органов (*Vermittlungsorgane*), они выполняют ту же функцию в онтогенезе. Благодаря стимулу или с помощью этих органов, которые теперь стали рудиментарными, появляются постоянные части эмбриона, которые направляются в своем развитии; когда они достигнут определенной степени независимости, промежуточный орган, сыграв свою роль, может быть помещен в список выбывших". [401]

Дорн был хорошо осведомлен о функциональной, или, как он это называет, физиологической направленности своего принципа, и он справедливо считал это одним из его главных достоинств. Он считал, что морфология становится слишком абстрактной и односторонней, если она полностью игнорирует физиологию; он ясно видел, что эволюция функции является такой же важной проблемой, как эволюция формы, и что ни одна из них не может быть решена изолированно от другой. "Концепция изменения функции чисто физиологична, - пишет он, - она содержит элементы, из которых, возможно, постепенно может возникнуть история эволюции функции, и именно по этой причине она будет очень полезна в морфологии, поскольку эволюционная история структуры является лишь конкретной проекцией содержания и хода эволюции функции и не может быть понята отдельно от нее" (стр. 70). [402]

В этой связи очень поучительно отметить, что Дорн не был, подобно многим своим современникам, догматическим материалистом, но придерживался точки зрения здравого смысла, согласно которой жизненные явления должны, по крайней мере в первую очередь, приниматься такими, какие они есть. "В настоящее время неуместно, - пишет он, - спорить по вопросу о том, является ли жизнь результатом физико-химических процессов или изначальным свойством (*Urqualität*) всего сущего.... Давайте примем это как данность" (стр. 75).

Предположения Семпера о генетическом родстве суставчатых и позвоночных содержатся в двух статьях [403], которые появились примерно в то же время, что и работа Дорна. Он открыто признает, что его работа, по сути, является продолжением трансцендентальных размышлений Жоффруа, и дает в своей второй статье хороший исторический отчет о взглядах своего великого предшественника. Важным фактом является то, что эволюционные морфологи в целом считали, что Жоффруа был прав, выступая против Кювье [404] единство плана всего животного царства, поскольку они видели в этом сильный аргумент в пользу монофилетического происхождения всех животных от одной общей предковой формы.

В своей первой статье Семпер делает немногим больше, чем просто прокладывает путь; он настаивает на том факте, что и кольчатые черви, и позвоночные являются сегментированными животными, и указывает, насколько близка аналогия между нефридиями, или "сегментарными органами" первых, и выделительными (мезонефрическими) канальцами вторых, о чем он опубликовал в том же томе обширные мемуары. В то время он считал *баланоглосса* — из-за его жаберных щелей (хорды он не знал) — ближайшим живым представителем предковой формы позвоночных и кольчатых червей.

Его вторая статья является более исчерпывающей и рассматривает все аспекты проблемы, как с анатомической, так и с эмбриологической точки зрения. Это сознательная и общепризнанная попытка применить принцип Жоффруа о единстве плана и композиции к трем большим метамерным группам - кольчатым, членистоногим и позвоночным. Семпер очень точно следует примеру Жоффруа, утверждая, что при установлении их гомологии необходимо принимать во внимание не положение органов относительно почвы, а исключительно их пространственные отношения друг к другу. Он считает, что дорсум и вентер являются терминами чисто физиологического значения, и он предлагает заменить их терминами "нервная" и "кардиальная" (лучше, гемальная) поверхности, любая из которых может быть как дорсальной, так и вентральной по положению.

Установив этот первичный принцип, Семперу не составило труда показать, что основные органы тела у кольчатых червей, членистоногих и позвоночных расположены относительно друг

друга в одинаковых положениях; и это, вместе с общей для всех них метамерной сегментацией, составляет его первый важный аргумент в пользу их генетического родства. Но ему еще предстоит показать, что кольчатые черви обладают по крайней мере зачатками определенных органов, которые, по-видимому, свойственны позвоночным, такими как жаберные щели, хорда и нервная система, развившаяся из эктодермы "спинной" поверхности. Он также обращает особое внимание на старое различие, проведенное фон Бэр, согласно которому позвоночные демонстрируют "двусимметричный" способ развития (*эволюция бигемины*), спинные мышечные пластинки образуют трубку над хордой, вентральные пластинки - трубку под хордой, тогда как суставчатые не обладают этой осью и образуют только одну трубку, а именно ту, которая окружает "вегетативные" органы (*эволюция гемины*). Семпер изо всех сил пытается доказать, что *эволюция больших размеров* характерна также для развития кольчатых червей.

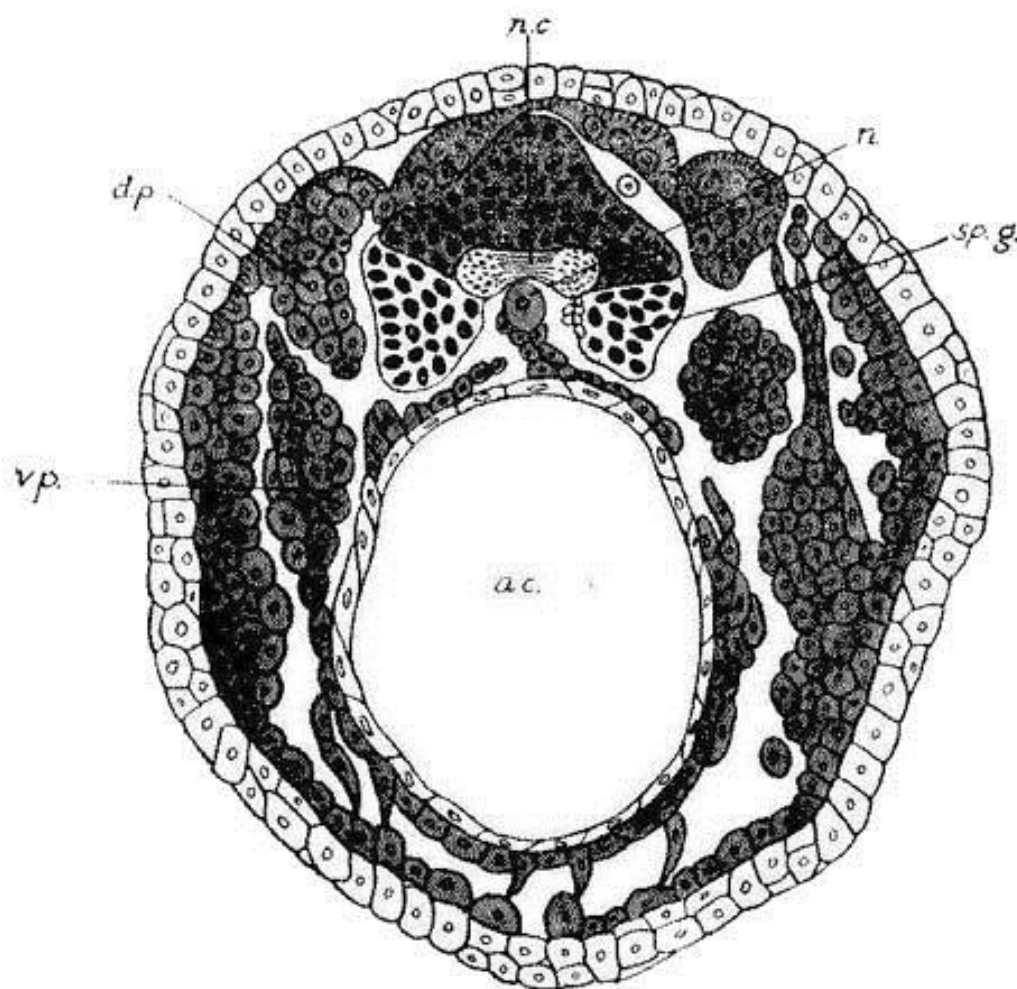


Рис. 14. Поперечный разрез (перевернутый) основания червяка. (После Семпера.)

a.c. Пищеварительный канал.

sp.g. Спинномозговой ганглий.

d.p. Нервно-мышечная пластинка.

n.c. Нервный канатик.

n. Хордовая.

v.p. Гемальная мышечная пластинка.

Он черпает свои факты из тщательного изучения процесса почкования у *Nauidy*, делая несколько рискованное предположение, что регенерация проходит по существу тем же путем, что и эмбриональное развитие.

Ему удастся показать — по крайней мере, к его собственному удовлетворению, — что при образовании новых сегментов у *Nais* и *Chætogaster* между пищеварительным каналом и нервным канатиком появляется клеточная цепочка, и что из этой осевой цепочки дорсально вокруг пищеварительного канала вырастают гемальные мышечные пластинки, а вентрально вокруг нервного канатика — нервные мышечные пластинки (см. [рис. 14](#)).

Эта цепочка клеток, заключает он, явно должна быть хордой, и тип развития, очевидно, является двусимметричным, встречающимся у позвоночных.

Было обнаружено, что нервная система Семпера развивается в почках *nausa* и *Chætogaster* путем эктодермального утолщения, как и у некоторых позвоночных. Мозговой ганглий был образован концами нервного шнура, растущими вокруг *oesophagus* и сливающимися с парными "сенсорными пластинками", которые развиваются из эктодермы головы. Соответственно, мозговой ганглий занимает лишь второстепенное гемальное положение, и поэтому нет необходимости искать у позвоночных гомолог пищеводным спайкам кольчатых червей, как это сделал, например, Шнайдер.

Поскольку рот открывается на нервной поверхности у кольчатых червей и на гемальной поверхности у позвоночных, Семпер считает, что они не могут быть эквивалентными структурами, и он находит гомолог рта позвоночных в небольшой ямке на гемальной поверхности головы у пиявки *Clepsine* (также в истинном рту турбеллярий и отверстии хоботка у немертин). Примитивный рот кольчатой черви, однако, не появляется в эмбриогенезе позвоночных, поскольку сильное развитие мозга вытесняет его из существования.

Гомологи жаберных щелей Семпер находит в двух маленьких каналах в голове *Chætogaster*, которые открываются из глотки наружу. У сабеллид он описывает сложную систему жаберных каналов с поддерживающим их хрящевым каркасом, который образует настоящий *Кименкорб* или жаберную корзину, сравнимую с таковой у *Amphioxus*.

Таким образом, жаберные щели, хорда, взаимосвязь нервной системы, мезонефрические каналы являются общими для кольчатых червей и позвоночных — каких еще доказательств можно желать тесного родства этих групп? Тем не менее, Семпер прибегает к уточнению сравнения, видя, например, в боковых частях вентральных ганглиев ([рис. 14, фото](#).) гомологи спинномозговых ганглиев позвоночных и сравнивая боковую линию органов чувств у кольчатых червей с боковой линией у анемий.

Он не признает, что амфиоксы и асцидии имеют большее сходство с позвоночными, чем его любимые кольчатые черви. Он считает, что *Amphioxus* не является позвоночным, а асцидии, хотя и разделяют с кольчатыми червями обладание хордой, жаберными щелями и "спинной" нервной системой, все же дальше удалены от позвоночных, чем последние, из-за отсутствия у них такой существенной характеристики позвоночных, как метамерная сегментация.

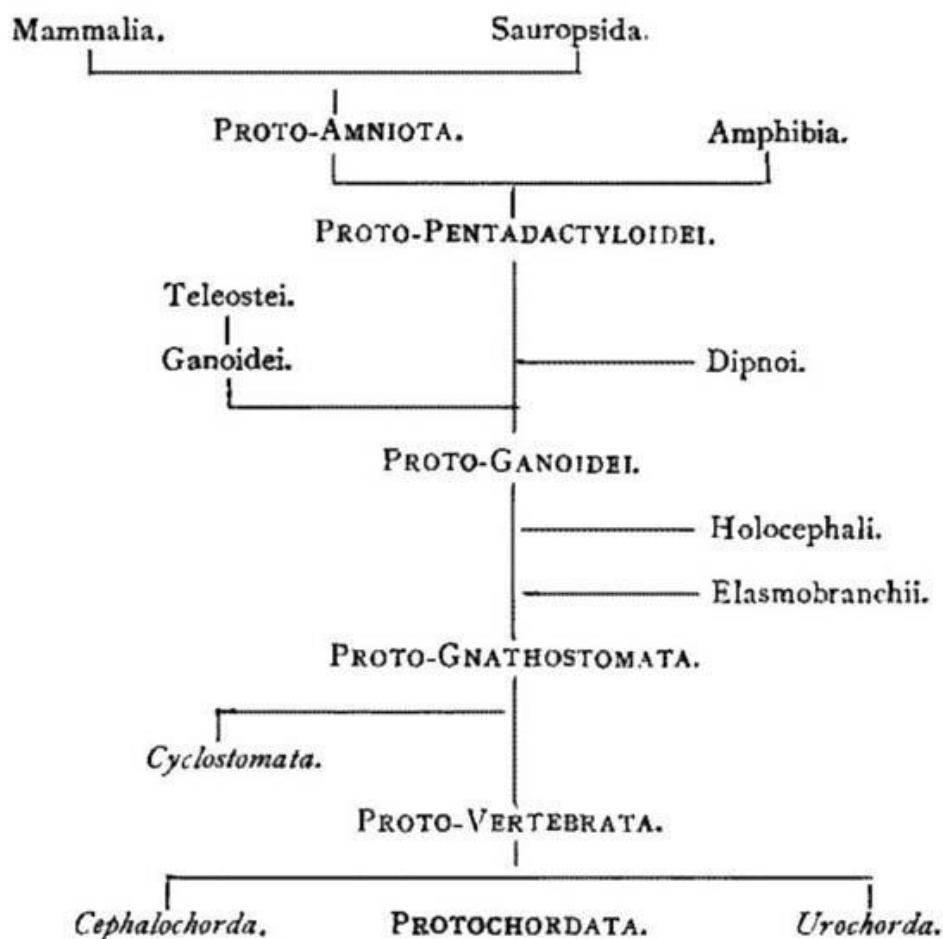
Не довольствуясь установлением единства плана кольчатых червей, членистоногих и позвоночных, Семпер пытается связать кольчатых червей, как наиболее примитивную группу из трех, с несегментированными червями, и особенно с турбелляриями. Его размышления по этому

поводу можно в некоторой степени резюмировать следующим образом: —Общим предком всех сегментированных животных является сегментированная червеобразная форма, не совсем похожая ни на один из существующих типов, напоминающая турбеллярий наличием двух нервных тяжей на спинной стороне и отсутствием пищеводного кольца, потенциально способная развить либо позвоночное, либо кольчатый рот и, таким образом, дать начало как Суставчатым, так и позвоночному ряду. Общим предком как несегментированных червей, так и всех сегментированных типов, вероятно, является личинка трохосферы, которая у позвоночных представлена простым *кеймблазом* или бластулой.

Теория кольчатых червей Дорна и Семпера, возможно, была не так широко принята, как конкурирующая теория асцидий, но она насчитывала немало приверженцев и дала определенный стимул сравнительной морфологии. Ф. М. Бальфур, который примерно в то же время, что и Семпер, указал на аналогию между нефридиями кольчатых червей и мезонефрическими канальцами позвоночных, [405] хотя они и не принимали фактические теории Дорна и Семпера, они явно благосклонно относились к общей идее о том, что кольчатые черви и позвоночные произошли от общего сегментированного предка. Обсуждая этот вопрос в своей классической работе о развитии прямокрылых рыб, [406] Бальфур пришел к выводу, "что мы должны искать предков хордовых не в союзниках нынешних четвероногих, а в запасе сегментированных форм, произошедших от тех же несегментированных типов, что и хордовые". Четопода, но у которого два боковых нервных пучка, как у немертин, срослись дорсально, а не вентрально, образуя срединный нервный пучок. Эта группа форм, если мое предположение об их существовании обосновано, похоже, теперь исчезла". [407]

Он считал, что, хотя многое можно сказать в пользу обмена спинными и вентральными поверхностями, постулируемого Дорном и Семпером, трудности, связанные с этим предположением, были слишком велики; поэтому он предпочитал предполагать, что современный рот позвоночных был примитивным, а не вторичным образованием.

Его взгляды на филогению хордовых и генетическую связь различных классов друг с другом представлены на следующей схеме, [408] названия гипотетических групп напечатаны заглавными буквами, названия вырожденных групп выделены курсивом:—



Гипотетические предковые формы (Protochordata) обладали хордой, брюшным всасывающим ртом и многочисленными жаберными щелями и, предположительно, произошли от общего предка кольчатых червей и позвоночных. Амфиоксы и асцидии нашли свое место в этой схеме как дегенеративные ответвления предковых протохордовых, в то время как цикlostомы точно так же были дегенеративными современными представителями предковых протопозвоночных.

Предположение Бальфура о том, что нервная система кольчатых червей и позвоночных могла возникнуть в результате дорсального или вентрального срачивания боковых нервных тяжей, обнаруженных у их общего предка, принесло плоды в размышлениях Хубрехта, [409] об отношении немуртин к позвоночным.

Теория кольчатых червей была твердо поддержана Эйзигом, который в своей подробной монографии *окапителлид* [410] утверждал вопреки Фюрбрингеру генетическую идентичность кольчатых червей с почечными канальцами позвоночных. Независимое открытие Э. Мейером [411] и Дж. Т. Каннингемом, [412] внутреннего сегментарного протока в *Ланисе*, в который открылось несколько нефридий, казалось, усиливало это мнение.

Следуя Элерсу, [413] Эйсиг обнаружил гомолог хорды во вспомогательном отделе кишечника *Capitellidae* и *Eunicidae*, который, как он предположил, может быть легко преобразован в соответствии с принципом изменения функции из органа дыхания в орган поддержки. В конце концов он отказался от альтернативного представления о том, что хорда была представлена у кольчатых червей "гигантскими волокнами" или нервно-хордовыми тяжами, которые лежат

близко над нервным канатиком, точки зрения, которой придерживался Ковалевский, [414] и некоторое время Семпер. Эйзиг и Шпенгель показали, что эти нити представляют собой нейрилеммарные оболочки толстых нервных волокон, которые во многих случаях дегенерировали. Точка зрения о том, что содержимое нервно-хордальных трубок имеет нервную природу, была впервые обнародована Лейдигом в 1864 году.

Существовали большие расхождения во мнениях относительно истинной гомологии мозга и рта кольчатых червей и позвоночных. Борода [415] и другие преодолели сложность гемального положения мозгового ганглия у кольчатых червей, предположив, что он дегенерировал и полностью исчез у кольчатого предка позвоночных, и что, соответственно, у него не было гомолога в нервной системе позвоночных. Бизрд выдвинул также остроумную теорию о том, что гипофиз представляет собой старый рот кольчатого червя.

Ван Бенеден и Джулин [416] предположили, что у предков позвоночных пищевод сместился вперед между еще не соединенными долями головного мозга и открылся на гемальной поверхности.

Фундаментальное предположение теории кольчатых червей о том, что дорсальная и вентральная поверхности морфологически взаимозаменяемы, показалось многим зоологам довольно смелым, и Гегенбаур [417] выразил общее мнение, когда отверг как ненаучное сравнение вентрального нервного тяжа суставчатых с дорсальной нервной системой позвоночных.

The Теория происхождения позвоночных по баланоглоссу также принадлежит, по крайней мере в своей первой форме, к более ранней группе эволюционных спекуляций. Жаберные щели баланоглосса были обнаружены Ковалевским еще в 1866 году. [418] Торнария была открыта Й. Мюллером в 1850 году, но им считалась личинкой астерид; ее истинная природа как личинки баланоглосса была раскрыта Мечниковым в 1870 году, который также отметил ее необычайное сходство с личинками иглокожих. [419] То, что он имел некоторое родство с позвоночными, было признано Семпером, Гегенбауром и другими, но полная проработка его сходства с позвоночными принадлежит Бейтсону. [420]

Бейтсон полностью порвал с точкой зрения Дорна-Земпера о том, что метамерия суставчатых и позвоночных должна быть отнесена к наследованию от общего предка. Он считал, что метамерия - это просто особое проявление общего свойства повторяемости, общего для всех живых существ (ср. "растительную силу" Оуэна), и что соответственно "как бы далеко ни был найден сегментированный предок сегментированного потомка, все же в конечном счете еще предстоит искать форму, в которой эти повторения произошли" (стр. 549). Смысл этого явления был неясен, но он был убежден, что объяснение следует искать не в происхождении. "Ясно одно, - писал он, - что значение случаев сложного повторения не будет найдено в поисках наследственной формы, которая, сама проявляя тот же самый характер, может быть искажена до представления своего предполагаемого потомка. Такие формы могут существовать, но в их поиске реальная проблема не решается даже на одном этапе; ибо откуда взялось их повторение? Ответ на этот вопрос может прийти только при более полном понимании законов роста и вариации, которые пока являются всего лишь терминами" (стр. 548-9). Следуя этому направлению мысли, Бейтсон создал свои монументальные *материалы для изучения вариативности* (1894).

Он нашел убедительный положительный аргумент в пользу своей теории о том, что позвоночные произошли от несегментированных форм, в том факте, что хорда возникает как несегментированная структура. С помощью хорды он гомологизировал опорный стержень в хоботке *баланоглосса*, который, как и хорды, возникает из спинной стенки архентерона и имеет вакуолизированную структуру. Жаберные щели *Balanoglossus*, с их близким сходством в деталях с жабрами *Amphioxus*, Бейтсон также использовал в качестве аргумента в пользу филогенетического родства *Enteropneusta* и позвоночных, вместе с образованием из эктодермы спинной нервной трубки.

Взгляды Бейтсона привлекли значительное внимание, и многие сочли, что они заметно рассеяли мрак, в который было окутано происхождение позвоночных. Так, Ланкестер писал в своей статье о позвоночных [421] в *Британской энциклопедии*: "Похоже, что у *баланоглосса* мы наконец—то нашли форму, которая, хотя, без сомнения, специализировалась на роющем в песке образе жизни и, возможно, в какой-то степени дегенерировала, все же в значительной степени не упала с предкового возвышения. Реснитчатый эпидермис, длинная червеобразная форма и полное отсутствие сегментации мышц тела приводят нас к формам, подобным немертинам. Большой хоботок *баланоглосса* вполне можно сравнить с инвазивным органом, аналогичным образом расположенным у немертин. Воротник является первым зачатком структуры, которой суждено было приобрести большое значение в *головогруды* и *черепной коробке*, и, возможно, защищает единственную жаберную щель у *баланоглосса* до того, как количество этих отверстий было увеличено. Заимствуя, насколько это возможно, нефридии у немертин и латеральный нерв в дополнение к спинному, мы обнаруживаем, что *баланоглосс* дает наиболее обнадеживающее гипотетическое решение вопроса о происхождении позвоночных".

Большое сомнение в родстве *Enteropneusta* с хордовыми было высказано Шпенгелем в его монографии об этой группе, [422] но когда развитие хвоста стало более тщательно изучено у *баланоглоссов* и амфиоксов, поразительное сходство в этом отношении между двумя формами дало дополнительные данные. поддерживаю точку зрения Бейтсона. [423]

[386] Этапы развития микроскопической техники хорошо обобщены Р. Буркхардтом, *Справочник по зоологии*, стр. 121, Лейпциг, 1907.

[387] "Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*", *Память. Акад. наук. Санкт-Петербург* (Петроград) (vii.), xi., № 4, 1867, 17 стр., 3 доп.

[388] "Weitere Studien ü. die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*," *Arch. für mikr. Anat.*, xiii., стр. 181-204, 1877.

[389] В частности, Хатчеком (1881) и Бовери (1892).

[390] "Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien," *Мém. Академия наук. Санкт-Петербург* (Петроград), (vii.), x., № 15, 1866, 19 стр., 3 pls. "Weitere Studien ü. die Entwicklung der einfachen Ascidien," *Arch. f. mikr. Anat.*, vii., стр. 101-130, 1871.

[391] *Происхождение человека*, i., стр. 205, 1871.

[392] *Арх. ф. микр. Anat.*, vi., 1870, и viii., 1872.

[393] *Биологический архив*, 1884, 1885 и 1887гг.

[384] *Бычий текст*. Академия наук. Санкт-Петербург (Петроград) xiii., 1869, и *Цайц. ф. Висс. Зоол.*, xxii., 1872.

[395] *Примечание*. Академия наук. Санкт-Петербург (Петроград) (7), XIX., 1873.

[396] *Лямблии*, *арх. зоол. ехрér. gén.*, i., 1872, и *Лаказ-Дютье, там же.*, iii., 1874.

[397] Для более поздней истории теории амфиокса-асцидии читатель может обратиться к А. Хорошо известная работа Вилли "*Amphioxus и происхождение позвоночных*", Нью-Йорк и Лондон, 1894, и Делажу и Эрдуару, "*Конкретная зоология*", Том viii., Париж, 1898.

[398] "Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers," *Mittheil. Зоол. Статистика. Neapel*, 1882-1907.

[399] Лейдиг (*Vom Baue des thierischen Körpers*, Тюбинген, 1864), который в определенной степени опередил Дорна и Земпера, сравнив позвоночных с обратными членистоногими, особенно насекомыми, предположил, что старый рот проходит междугорелью головного мозга.

[400] *Zeits. ф. висс. Зоол.*, xlv., 1886.

[401] Цитируется Э. Б. Уилсоном, *Биологические лекции Холла Вуда за 1894 г.*, стр. 121.

[402] *Ср. Мечников, Кварт. Journ. Микроскоп. науки.*, xxiv., стр. 89-111, 1884.

[403] "Die Stammesverwandschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen," *Arb. zool.-zoot. Institutum. Würzburg*, ii., pp. 25-76, 1875; "Die Verwandschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere," *Ibid.*, iii., pp. 115-404, 1876-7.

[404] Злоупотребление Кювье также относится к ранним дням эволюции, см. *Rádl*, ii., стр. 12-17.

[405] "О происхождении и истории мочеполовых органов позвоночных", *Журн. Anat. Физика.*, x., 1876. Выводы Бальфура и Семпера подверглись негативной критике М. Фюрбрингером (*Morph. Jahrb.*, iv., 1878), и были опровергнуты более поздними исследованиями.

[406] *Монография о развитии упруго-жаберных рыб*, Лондон, 1878.

[407] *Трактат по сравнительной эмбриологии*, том ii., стр. 311, Лондон, 1881.

[408] *Документальное издание*, том ii., стр. 327.

[409] "О предковой форме хордовых", *Q.J.M.S.*, xxiii., 1883. "Отношение немертеи к позвоночным", *там же.*, xxvii., 1887. Хубрехту принадлежит заслуга первого указания на родство немертин и позвоночных с Хартингом (*Леербек ван де Грондбегинсен дер Диркунде*, 1874).

[410] "Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel," *Fauna u. Flora des Golfes von Neapel*, Monog. xvi., Berlin, 1887.

[411] *Перчатка*. Зоол. Статистика. Neapel, vii., 1887.

[412] *Природа*, xxxvi., стр. 162, 1887.

[413] "Небендарм и Спинная хорда", *нач. Гэс. Висс. Göttingen*, p. 390, 1885.

[414] "Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden," *Mém. Acad. наук. St Pétersbourg* (Petrograd), (7), xvi., 1870. И в *арх. ф. микр. Анат.*, vii., стр. 122, 1871.

[415] "Старый рот и новый", *Анат. Anz.*, iii., 1888. *Природа*, xxxix., 1889.

[416] "Исследования морфологии оболочек", *Арх. биол.*, vi., 1887.

[417] "Die Stellung u. Bedeutung der Morphologie," *Morph. Jahrb.*, i., стр. 1-19, 1876.

[418] "Анатомия баланоглосса", *Память. Акад. наук. Санкт-Петер-Бург* (Петроград), (7), x., 1866.

[419] *Дух времени. ф. вусс. Зоол.*, XX., 1870. Недавний взгляд на отношение Enteropneusta к иглокожим см. J. F. Gemmill, *Phil. Пер. Б.*, ссв., стр. 213-94, 1914.

[420] В серии статей, опубликованных в 1884-6 годах, спекулятивные результаты обсуждаются в его мемуарах "Происхождение хордовых", *Q.J.M.S.* (н.с.), xxvi., стр. 535-71, 1886.

[421] Перепечатано в *Zoological Articles*, Лондон, 1891.

[422] "Die Enteropneusten des Golfes von Neapel," *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, Monog. xviii., Berlin, 1893.

[423] См. Macbride, "Обзор профессора. Монография Шпенгеля о баланоглоссах", *Q.J.M.S.*, xxxvi., 1894, и "Раннее развитие Amphioxus", *Q.J.M.S.*, xl., 1898.

ГЛАВА XVI

ЗАРОДЫШЕВЫЕ СЛОИ И ЭВОЛЮЦИЯ

В своих статьях 1866 и 1867 годов Ковалевский отмечал широкое распространение определенного типа или фундаментального плана раннего эмбрионального развития, характеризующегося образованием в результате инвагинации двухслойного мешка, полость которого становится пищеварительным каналом. Этот архетип развития проявился, например, в *Sagittae*, [424] *Ране*, [425]....."Лимнея, [426] *Astacus*, [427] *Форонида*, [428]. "Астерию, [429] *Асцидии*, [428] *гребневики*, [428] и *Амфиоксы*. [428] Он также заметил, что отверстие для инвагинации часто становилось окончательным анусом. Дальнейшие примеры этого способа развития были позже замечены Мечниковым [430] и самим Ковалевским [431], но Геккелю было предоставлено решать обобщил эти наблюдения и построил на них свою знаменитую желудочную теорию. Впервые это было изложено в его монографии о известковых губках, [432] и подробно разработано в серии статей, опубликованных в 1874-76 годах. [433]

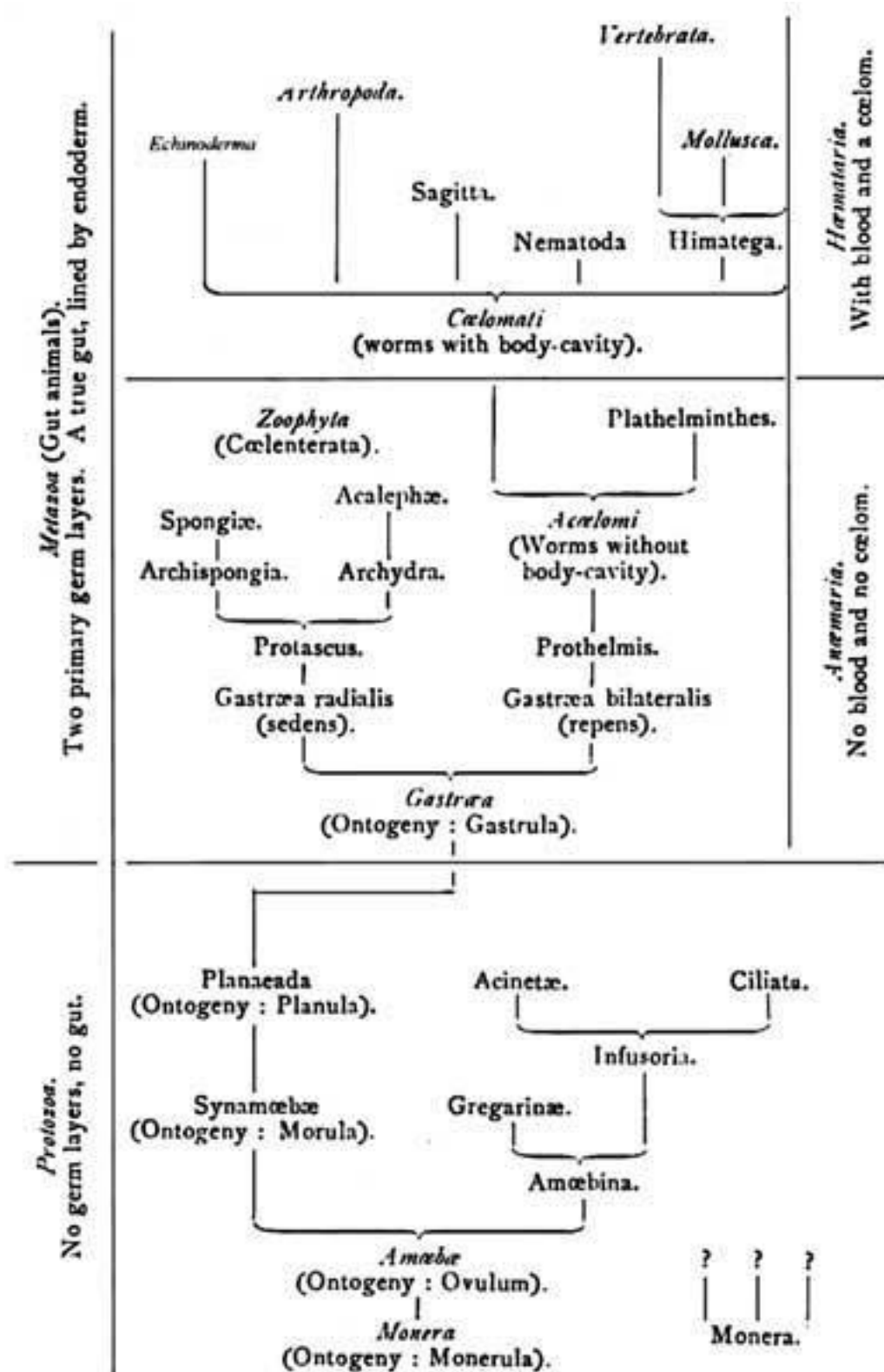
Геккель утверждал, что стадия "гастролы" возникает при развитии всех многоклеточных и что обычно она образуется путем инвагинации из полый сферы клеток или "бластулы". Это типичное образование может быть замаскировано ценогенетическими модификациями, вызванными главным образом присутствием желтка. Стадия гастролы была палингенетическим повторением предковой формы всех многоклеточных, Гастреи.

Из теории Гастрии следовали сразу два следствия, (1) что эктодерма и энтодерма, полость инвагинации (*Урдарм*) и устье гастролы (*Урмунд* или *Протостома*) были, со всеми их производными, гомологичными, поскольку однородны во всех многоклеточных организмах, и (2) что происхождение многоклеточных было монофилетическим, поскольку все они произошли от предковой гастрии. Предположение Хаксли (*выше*, стр. 208) о том, что наружный и внутренний слои *Cœlentera* гомологичны эктодерме и энтодерме зародыша, было, таким образом, полностью подтверждено и значительно расширено.

Огромное значение теории желудка заключалось в том факте, что она связала посредством биогенетического закона теорию зародышевого слоя с доктриной эволюции. Это дало эволюционную интерпретацию самого раннего и важного из эмбриогенетических событий - процесса образования слоев. На теории Желудка или ее следствиях было основано большинство филогенетических спекуляций, которые появились впоследствии.

На теории Желудка Геккель основал систему филогенетической классификации, которая должна была заменить учение Кювье и фон Бэра о типах. Это приняло форму монофилетического родового древа. Его основные очертания приведены на стр. 290 в графической форме, объединенные и модифицированные на основе таблицы на стр. 53 статьи 1874 года и генеалогического древа, приведенного в *Kalkschwämme*. [434]

Монофилетическое генеалогическое древо Животного царства, основанное на теории желудка и гомологии зародышевых листков.



Эта схема во многих отношениях интересна и важна. Впервые четко выявлен огромный контраст между простейшими, или животными, у которых нет ни кишечника, ни зародышевых слоев, и многоклеточными, которые обладают обеими структурами. Происхождение всех многоклеточных от одной предковой формы, *Gastræa*, приводит к выводу, что эти типы не

отличаются друг от друга, как предполагали Кювье и фон Бэр, но сходятся в одном существенном пункте, в обладании *архентероном* (Lankester, 1875), а также эктодермой и энтодермой, которые гомологичны во всех типах многоклеточных. Наконец, при разделении губок, *Ctenophora* и *Ascidata* как животных, лишенных полости тела или *coelom* [435] в четырех высших типах, которые по существу являются *Coelomata*, содержится зародыш концепции, которая позже приобрела важное значение.

Несколько схожие взгляды на важность теории зародышевого слоя для филогенетической классификации животных были опубликованы сэром Э. Реем Ланкестером в 1873 году. [436] Он выделил три класса животных — гомобластический, диплобластический и триплобластический. К первому относились простейшие, ко второму — кишечнополостные, к третьему — остальные пять типов, отличающиеся наличием третьего слоя, мезодермы, и заключенной в нем полости "кровь-лимфа". Он использовал теорию зародышевого слоя, чтобы доказать существенное единство типа всего *Triploblastica*.

Теория желудка придала смысл биогенетическому закону и позволила Геккелю гораздо более конкретно сформулировать параллелизм, существующий между онтогенезом и филогенезом. Он смог утверждать, что пять первичных стадий, каждая из которых представляет собой примитивную предковую форму, регулярно повторялись в самом раннем развитии всех многоклеточных. [437] Это были монархия, цитрула, морула, бластула и гаструла (см. Рис. 15). Монархия была оплодотворенной яйцеклеткой после исчезновения зародышевого пузырька; [438] это был эквивалент первичной безъядерной монары, которая является предком всех животных.

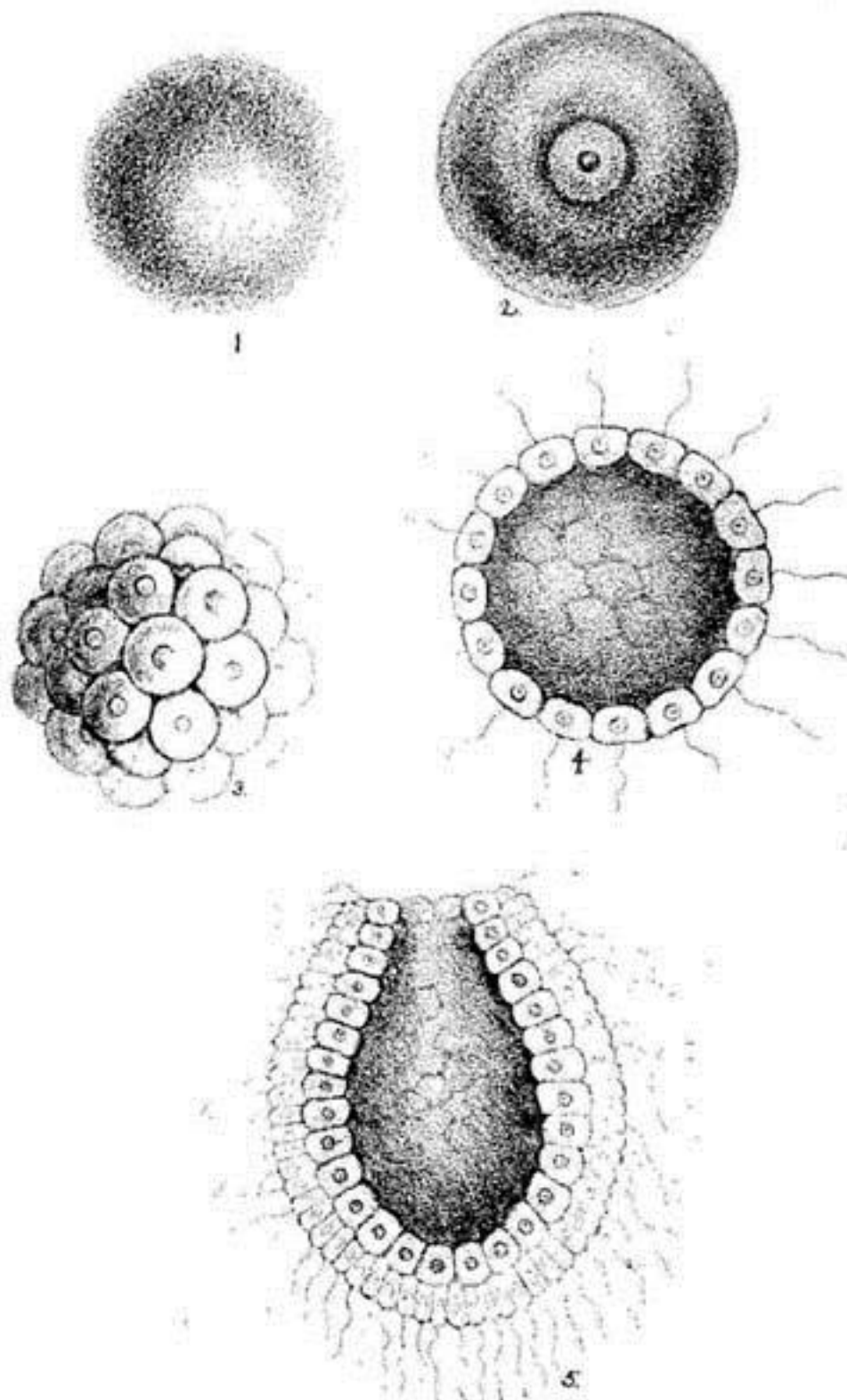


Рис. 15.—Пять основных стадий онтогенеза. (По Геккелю.)

1. Монерула. 2. Цитула. 3. Морула. 4. Бластула. 5. Гастроула.

Яйцеклетка после того, как ядро было повторно сформировано, превратилась в клетку, которая была онтогенетическим аналогом эмбриона. Морула, компактное, похожее на шелковицу скопление сегментирующих клеток, соответствовало синамба, или самой ранней ассоциации недифференцированных амебоидных клеток, сформировавшей первый многоклеточный организм. Бластула, или полая сфера сегментирующих клеток, обычно реснитчатая, напоминала планеа, наследственную свободно плавающую форму, ближайшим живым родственником которой является сферическая *магосфера*. Наконец, гастрюла - это двухслойный мешочек, образующийся из бластулы, обычно путем инвагинации ее стенки. Он повторяет организацию желудка, который является общим предком всех многоклеточных, и находит своего ближайшего живого аналога в простых "губках" *Haliphysema* и *Gastrophysema*. [439] Родословная всех высших животных начинается с пяти гипотетических форм moneron, amœba, synambaba, planœa и gastrœa.

Мы можем принять следующее объяснение [440] филогении человеческого вида, начиная со стадии желудка и далее, как типичное для рассуждений Геккеля об эволюции высших форм. Прародителями человека, после Гастреды, являются:

1. Турбеллярия.
- *2. Сколецида. (Черви с клювом, вероятно, представленные в настоящее время *баланоглоссом*.)
- *3. Химатема. (Произошли от сколецид путем образования спинной нервной трубки и хорды и напоминают хвостатых личинок асцидий.)
4. Акрания. (С метамерной сегментацией. Включая амфиоксуса.)
5. Монорхина. (Циклостомы.)
6. Селахия.
7. Дипневма.
8. Созобранчия. (Земноводное с постоянными жабрами.)
9. Созура. (Хвостатое земноводное.)
- *10. Протамния.
- *11. Промаммалия.
12. Сумчатые.
13. Просимия.
14. Меноцерка. (Хвостатые обезьяны.)
15. Антропоиды.
16. Питекантропы.
17. Homines.

Следует отметить, что за исключением гипотетических форм (отмеченных звездочкой), которые сами по себе являются обобщенными классификационными группами, предковые формы принадлежат к давно признанным классам. Весь ход эволюции следует проторенным систематическим линиям. Это типично для филогенетических спекуляций Геккеля.

Более абстрактная морфологическая схема эволюции позвоночных дана в "*Систематической филогении*" 1895 года. [441] Стадии онтогенеза и предков расположены в параллельных столбцах таким образом:—

Цитула.	Cytæa (простейшие).
Морула.	Морея (CœNobium из простейших).
Бластула.	Бластея (<i>Вольвоцина</i> и др.).
Депула (инвагинированная бластула).	Депея.
Гастроула.	Желудок (ср. <i>Olynthus</i> , <i>Гидра</i> и примитивные кишечнотолостные).
Хомут (с одной парой карманов для хомута).	CœLomae (ср. <i>саритту</i> , <i>асцидии</i> и примитивных гельминтов).
Хордула (с мозговой трубкой и хордой).	Хордовые (ср. личинку асцидии и личинку амфиокса).
Спонула (с сегментированной мезодермой).	Проспондилус (примитивное позвоночное).

Эта схема отличается от предыдущей главным образом тем, что учитывает определенные достижения, особенно в том, что касается цитологии оплодотворенной яйцеклетки и истинной природы клетки, которые были достигнуты примерно за двадцать лет.

Теория желудка Геккеля, хотя и оказала большое влияние на последующее направление филогенетических спекуляций, ни в коем случае не была общепринятой *telle quelle*. Мнения значительно расходились относительно примитивного способа происхождения двухслойного мешка, который, по общему признанию, постоянно встречался в раннем эмбриогенезе. Рэй Ланкестер в своей статье 1873 года и более полно в 1877 году, [442] выдвинул теорию "Планулы", согласно которой предковой формой многоклеточных был двухслойный закрытый мешок, образованный обычно в результате расслоения, реже в результате инвагинации. Он отрицал, что инвагинационное отверстие (которое он назвал бластопором) представляло собой примитивный рот, [443] утверждая, что оно обычно образуется в результате "прорывного" процесса на переднем конце плоской кости, который привел к образованию "устья". Аналогичный процесс на заднем конце дал начало анусу и "проктодею".

Вопрос о том, следует ли считать расслаивание или инвагинацию более примитивным процессом, был подробно обсужден Бальфуром, [444], однако, без какого-либо определенного вывода. Он считал, что в определенных случаях можно доказать, что оба процесса являются чисто вторичными или адаптивными, и что, соответственно, нет ничего, что указывало бы на то, что любой из них воспроизводил первоначальный способ перехода от простейших к предковым двухслойным многоклеточным организмам (стр. 342). Он ни в коем случае не отвергал теорию о том, что гастроула, "какой бы развитой она ни была, была примитивной формой многоклеточных", но, принимая во внимание большие вариации, обнаруженные в отношении бластопоры ко рту и

анусу (стр. 340-1), он был склонен думать, что если у гастролы вообще были какие-либо наследственные признаки, то они могли быть только самого общего вида. Позиция Бальфура, возможно, лучше всего отражает общее мнение относительно теории Желудка.

Из тех же источников, что и теория Желудка, возникла теория кишечника. Термин восходит к Геккелю в 1872 году, и наблюдения, которые впервые привели к созданию теории, были сделаны людьми, заложившими основы теории желудка — А. Агассис, Мечников и Ковалевский. Но теорию целома сформулировал не сам Геккель.

Следует помнить, что Ремак представил в 1855 году концепцию мезодермы как независимого слоя, происходящего от энтодермы. Плевро-перитонеальная, или полость тела, образовалась в виде разреза в "вентральных пластинках" мезодермы. "Клетчатка" Геккеля соответствовала "плевро-перитонеальной полости" Ремака, но его взгляд на происхождение мезодермы приблизил его гораздо ближе к концепции фон Бэра о происхождении двух вторичных слоев из эктодермы и энтодермы соответственно, чем к концепции Ремака о мезодерме как единственном независимом слое.

В то время царила большая неопределенность относительно точного способа происхождения мезодермы; [445] некоторые считали, что он развился из эктодермы, другие - что он возник в энтодерме, в то время как третьи, и среди них Геккель, считали, что часть его произошла из эктодермы, а часть - из энтодермы (стр. 23-4, 1874).

Решение проблемы пришло из тех наблюдений за развитием низших форм, на которые мы только что ссылались.

Ранняя история этих открытий и выросшей из них теории была хорошо изложена Ланкестером, [446] и может быть удобно изложена его собственными словами:—

Еще в 1864 году Александр Агассис ("Эмбриология морских звезд", в *"Вкладах в естественную историю Соединенных Штатов"*, т. v., 1864) в своем отчете о развитии иглокожих показал, что большая полость тела этих животных развивалась как мешкообразный вырост архентерона эмбриона, в то время как второй вырост дал начало их амбулакральной системе; а в 1869 году Мечников (*Воспоминания академика. impériale des Sciences de St. Petersburg*, серия vii., том xiv., 1869), подтвердил наблюдения Агассиса и показал, что у *Tornaria* (личинки *Balanoglossus*) имело место аналогичное образование полостей тела за счет мешковидных выростов архентерона. Мечникову принадлежит еще одна заслуга в том, что в 1874 году (*Zeitsch. wiss. Zoologie*, vol. xxiv., стр. 15, 1874), возродил теорию Лейкарта о взаимосвязи желчно-кишечного аппарата кишечника с пищеварительным каналом и полостями тела высших животных. Лейкарт в 1848 году утверждал, что пищеварительный канал и полости тела высших животных объединены в одну систему полостей в кишечнике (*Verwandschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere*, Брансуик, 1848). Мечников настаивал на таком соответствии, сравнивая личинку иглокожего, с ее все еще непрерывным энтероном и клювом, с гребенофором, с его постоянно непрерывной системой полостей и каналов. Ковалевский в 1871 году показал, что полость тела сагитты образовалась в результате деления архентерона на три параллельные полости, а в 1874 году продемонстрировал тот же факт для плеченогих. В 1875 году (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, vol. xv., стр. 52) Хаксли предложил различать три вида полостей тела: шизоциты, образующиеся в результате расщепления мезобласта, как у бластодермы цыпленка; энтероциты, образующиеся в результате набухания архентерона, как у иглокожих, сагитты и плеченогих

моллюсков; и эпикулы.... Сразу после этого я выдвинул теорию об однородности происхождения ломтика как энтерококка (*Кварта. Journ. Микр. наук.*, апрель 1875 г.).... Моя теория о клетке как энтерококке была принята Бальфуром и значительно подкреплена его наблюдениями за происхождением как хордовых, так и мезобластных сомитов из archenteron у эласмобранксов, а также публикацией в 1877 году Ковалевским его второй статьи о развитии Amphioxus, в которой было показано фактическое состояние, которое, как я предполагал, существует у позвоночных, а именно, формирование мезобласта в виде парных мешочков, в которых существует узкий просвет, но практически отсутствует на поверхности. отщипывание мешочка от архентерона, после чего он снова открывается как целомудрие" (стр. 16-18).

Энтероклиническая теория была воспринята О. и Р. Хертвиг как существенная часть их *Целомиологии*. [447] В длинной серии монографий эти исследователи провели сравнительное исследование способа образования среднего слоя и пришли к последовательной теории его происхождения. Они различали в среднем слое два совершенно различных элемента: собственно мезобласт, образованный эвагинацией стенок архентерона, и мезенхиму, образованную свободными клетками, отпочковавшимися от зародышевых листков. Следующий отрывок дает хорошее представление об их взглядах и о связанных с ними филогенетических последствиях: "Эктобласт и энтобласт - это два первичных зародышевых листка, которые возникают в результате инвагинации бластулы; они всегда закладываются первыми, и их можно напрямую отнести к простой наследственной форме, Желудку; они формируют границы организма по отношению к внешней стороне и к архентерону. Пристеночный и висцеральный мезобласт, или два средних слоя, всегда имеют более позднее происхождение и возникают в результате эвагинации или сплетения энтобласта, оставшуюся часть которого теперь можно отличить как вторичный энтобласт от первичного. Они образуют стенки новой полости, энтерококка, который следует рассматривать как отсеченный дивертикул архентерона. Точно так же, как двухслойные животные могут быть получены из желудка, так и четырехслойные животные могут быть получены из клетчатой формы. Эмбриональные клетки, которые поодиночке отделяются от своих эпителиальных соединений, мы рассматриваем как нечто совершенно отличное от зародышевых листков, и соответственно мы называем их особым названием мезенхимных зародышей или первичных клеток мезенхимы. Они могут развиваться как у двухслойных, так и у четырехслойных животных. Их функция заключается в формировании между ограничивающими эпителий слоями секретлируемой ткани (*Secretgewebe*) или соединительной ткани с рассеянными клетками, клетки которой могут подвергаться, подобно эпителиальным элементам, самым разнообразным модификациям.... Эту секретлируемую ткань в ее простом или дифференцированном состоянии, со всеми ее производными, мы называем мезенхимой" (стр. 122).

Важным моментом для нас является то, что точно так же, как Геккель считал, что все многоклеточные произошли от Желудочной оболочки, так и хертвики считали, что все хромоногие произошли от исходной хромоногий формы. В обоих случаях эмбриологический архетип становится гипотетической наследственной формой.

Теория Coelom была значительно модифицирована, расширена и развита более поздними исследователями, особенно в том, что касается отношения к coelom половых органов, протоков и нефридий, но эти дальнейшие разработки не представляют особого методологического интереса. [448] Здесь мы сосредоточим внимание на одном интересном направлении спекуляций, проводимом в этой стране, в частности, Седжвиком — теории актинозойского

происхождения сегментированных животных. Его связь с теорией Целома заключается в том факте, что Седжвик рассматривал сегментацию тела как сформированную на основе сегментации мезобласта, которая, в свою очередь, как показали Ковалевский и Хатчек, была следствием способа ее происхождения в виде ряда мешочков архентерона. В других отношениях предположения Седжвика более тесно связаны с теорией Гастрии, поскольку одно из его основных утверждений состоит в том, что бластопора, или *урмунд*, гомологична по крайней мере трем метамерным типам. Продолжая наблюдения Бальфура за развитием *перипатуса*, [449] Седжвик был поражен близким сходством, существующим между удлинённым щелевидным бластопором этой формы (дающим начало как рту, так и анусу) с его границей из нервной ткани, и щелевидным ртом актинозоя (функционирующий одновременно как рот и анус), вокруг которого, как показали Хертвиги, находится особая концентрация нервных клеток и волокон. Он обнаружил еще одно сходство в желудочных мешочках актинозоев, которые он гомологизировал непосредственно с энтероклеточными мешочками целоматов. Это привело его к формулированию следующих тезисов: — [450] (1) что рот и задний проход червеобразных, моллюсков, членистоногих и, вероятно, позвоночных произошли от удлинённого рта предка, напоминающего Actinozoa; (2) что сомиты произошли от ряда архентериальных мешочков, подобных тем, что у Actinozoa и Medusae; (3) что выделительные органы (нефридии, сегментарные органы) происходят из частей этих мешочков, которые в наследственной форме, как и у многих полипов, были соединены кольцевым или продольным каналом и открывались наружу через поры. Этот продольный канал был утрачен у беспозвоночных, но сохранился у позвоночных в виде пронефрического протока, в то время как поры остались у беспозвоночных и исчезли у позвоночных; (4) что трахеи членистоногих, а также канал центральной нервной системы у позвоночных, восходят к определенным эктодермальным ямкам у диплобластного предка, сравнимым с субгенитальными ямками сцифомеда. Все эти эктодермальные ямки изначально были органами дыхания. "Суть всех этих предположений, - пишет он, - заключается в том факте, что сегментированные животные восходят не к триплобластному несегментированному предку, а к двухслойному кишечноподобному животному с выпуклым кишечником, выпуклость которого возникла в результате необходимости увеличения протяженности вегетативных поверхностей у быстро увеличивающегося животного (для кровообращения и дыхания)" (стр. 47). "Я попытался показать, - пишет он далее, - что большая часть Triploblastica ... построены по общему плану, и что этот план раскрывается при тщательном изучении анатомии Coelenterata; что все наиболее важные системы органов этих Triploblastica находятся в зачаточном состоянии у Coelenterata; и что все упомянутые Triploblastica должны восходить к диплобластному предку, общему для них и Coelenterata" (стр. 68). Основное предположение состояло в том, что нервная или бластопоральная поверхность должна быть гомологичной у всех многоклеточных, хотя у хордовых она была дорсальной, у кольчатых червей и членистоногих - вентральной. Он вывел центральную нервную систему хордовых из околоротового кольца общего предка с помощью гипотезы о том, что как пребластопоральная, так и постбластопоральная его части исчезли. [451]

Характерная связь центральной нервной системы с бластопором у кольчатых червей и позвоночных уже была отмечена Ковалевским, [452] который также набросал теорию общего происхождения этих двух типов от предковой формы, у которой нервная система окружала бластопор.

В 1882 году, до публикации статей Седжвика, А. Ланг [453] выдвинул несколько похожую точку зрения о том, что дивертикулы желудка турбеллярий, которые, как он обнаружил, расположены сегментарно в определенных трикладах, были морфологическими эквивалентами энтероклеточных мешочков высших животных. Однако вскоре он отказался от этой точки зрения. [454] Взгляды Седжвика нашли сторонника в лице А. А. В. Хабрехта, [455] который использовал их в связи как со своими рассуждениями об отношении от немертин к позвоночным, а также с его исчерпывающей работой о раннем развитии млекопитающих. Он предположил, что далеким предком позвоночных является "червеобразное существо, похожее на актинию, вытянутое в направлении ротовой щели" (стр. 410, 1906), и вывел центральную нервную систему из околоротового кольца этой примитивной формы, хорду - из ее устья, а хорду - из периферических отделов полости желудка (стр. 169, 1909).

[424] Гегенбаур, *Цайц. ф. вусс. Зоол.*, v., 1853.

[425] Ремак, *цит. по:*, стр. 183, стр. xii.

[426] Леребулле, *Ann. Sci. nat.* (4) xviii., стр. 118-9, 1862.

[427] Леребулле, в Ремаке, стр. 183 f.n.

[428] Kowalevsky, *Mém. Акад. наук. Санкт-Петербург* (Петроград), (7), x и xi, 1866 и 1867гг.

[429] А. Агассис, *Вклад. Нац. История. Соединенные Штаты*, v., 1864.

[430] *Примечание. Акад. наук. St Pétersbourg* (Petrograd), (7), xiv., 1869.

[431] "Эмбриолог. Studien an Würmern u. Arthropoden," *Mém. Акад. наук. St Pétersbourg* (Petrograd), (7), xvi., 1870.

[432] *Die Kalkschwämme*, 3 тома., Берлин, 1872. Общие главы переведены в *Ann. Mag. Nat. Hist.* (4), xi., стр. 241-62, 421-30, 1873.

[433] "Die Gastræa-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter." *Jenaische Zeitschrift*, viii., pp. 1-55, 1874. "Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere," *ibid.*, ix., pp. 402-508, 1875. "Die Physemarien, Gastræaden der Gegenwart," and "Nachträge zur Gastræa-Theorie," *ibid.*, x., pp. 55-98, 1876. Republished in *Biologische Studien*, 2nd part, *Studien zur Gastræa-Theorie*, 270 pp., 14 pls., Jena, 1877.

[434] См. *Ann. Mag. Нац. История.* (4), xi., стр. 253.

[435] Термин, впервые введенный в *Die Kalkschwämme*, стр. 468, 1872.

[436] "О примитивных клеточных слоях эмбриона как основе генеалогической классификации животных и о происхождении сосудистой и лимфатической систем", *Ann. Mag. Нац. История.* (4), xi., стр. 321-38, 1873.

[437] Впервые выделено в "*Die Kalkschwämme*", i., стр. 465.

[438] Даже в семидесятые многие все еще верили, что ядро яйцеклетки исчезает при оплодотворении. Истинная природа процесса не была полностью выяснена до 1875 года, когда

О. Хертвиг наблюдал слияние ядер яйцеклетки и сперматозоида у *токсопневмоидов* (*Morph. Jahrb.*, i., 1876).

[439] *Studien z. Gastræa-Theorie*, стр. 214, 1877. Эти формы были известны еще в 1870 году (Carter, *Ann. Mag. Nat. Hist.* (4), vi., стр. 346-7), чтобы быть фораминиферами. Фигуры предполагаемых воротничковых ячеек и т. Д. Делают честь воображению Геккеля.

[440] *История создания*, англ. Пер., ii., стр. 278 и далее.

[441]

Systematische Phylogenie, iii., p. 41, Berlin, 1895.

[442] "Заметки по эмбриологии и классификации животного царства", *Q.J.M.S.* (н.с.), xvii, стр. 399-454, 1877.

[443] Это было "частью неисторического механизма роста" (*цит. по*, стр. 418).

[444] *Трактат по сравнительной эмбриологии*, ii., глава. xiii., 1881. Современное обсуждение этой проблемы см. в Hubrecht, *Q.J.M.S.*, xlix., 1906.

[445] См. Бальфур, *цит. по*, глава xiii.

[446] *Трактат по зоологии*, Часть ii., 1900. Введение сэра Э. Рэя Ланкестера.

[447] *Цур Блаттертеорию*, Йена, 1879-80. "Die Coelomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes," *Jenaische Zeitschrift*, xv., pp. 1-150, 1882.

[448] Исторический отчет об этой работе см. в Lankester, *loc. cit.*, стр. 21-37.

[449] *Процедура*. Соч., 1883, и *Q.J.M.S.*, xxiii., 1883.

[450] "Происхождение метамерной сегментации", *Q.J.M.S.*, xxiv., стр. 43-82 1884.

[451] Смотрите далее статью того же автора "Эмбриология" в *Энциклопедии. Брит.*, том xi., 11-е изд., Кембридж, 1910.

[452] *Арх. ф. микр. Анат.*, xiii., стр. 181-204, 1877.

[453] "Der Bau von Gunda segmentata," *Mitth. Зоол. Статистика. Неар.*, iii., стр. 187-250, 1882.

[454] "Die Polycladen", *Фауна США. Флора гольфов фон Неапеля*, Монография. v., Лейпциг, 1884, и "Битва за трофическую теорию", *Jen. Zeits.*, xxxviii., стр. 1-373, 1904 (современное изложение теорий метамерии см. в разделе).

[455] "Воздержание от Аннелидена и Хордатен", *Jen. Zeits.*, xxxix., стр. 151-76, 1905.

"Гастрюляция позвоночных", *Q.J.M.S.*, xlix., стр. 403-19, 1906. "Ранние онтогенетические явления у млекопитающих", *Q.J.M.S.*, liii., стр. 1-181, 1909.

ГЛАВА XVII

ОРГАНИЗМ КАК ИСТОРИЧЕСКОЕ СУЩЕСТВО

"В последнее время попытки составить генеалогические древа с участием гипотетических групп стали предметом некоторых насмешек, возможно, заслуженных. Но поскольку именно на это в значительной степени нацелена современная морфологическая критика, не может быть совершенно бесполезным следовать этому методу до его логических выводов. Очевидно, что результаты такой критики должны быть в высшей степени спекулятивными и часто приводить к серьезным ошибкам".

Цитата взята из статьи Бейтсона 1886 года, и она симптоматична для перемен, которые вскоре должны были произойти в морфологической мысли. Новые интересы, новые направления работы начали узурпировать место, которое так долго занимала чистая морфология.

Соответственно, это удобный этап для подведения итогов того, что было сделано ранее, рассмотрения отношения эволюционной морфологии к предшествовавшим ей трансцендентальной и к ювье школам мысли и прояснения того, какой новый элемент эволюционная теория добавила в морфологию.

Тесная аналогия между эволюционной и трансцендентальной морфологией уже была отмечена и проиллюстрирована в последних трех главах. Мы видели, что наступление эволюции сравнительно мало изменило чистую морфологию, что не было введено никаких новых критериев гомологии и что в том, что касается чистой морфологии, эволюция все еще могла рассматриваться как идеальный процесс, в точности как это было у трансценденталистов. Принцип связей по-прежнему оставался руководящей нитью морфологической работы; поиск архетипов, будь то анатомические или эмбриологические, все еще продолжался таким же образом, как и раньше, и второстепенным моментом было то, что под влиянием теории эволюции они считались представляющими реальные формы предков, а не чисто абстрактные вымыслы разума. Закон Меккеля-Серреса был возрожден в измененной форме как закон повторения филогенеза онтогенезом; естественная система классификации была пассивно унаследована и в силе *petitio principii* принята за представление истинного хода эволюции. Верно, что была предпринята попытка заменить понятие гомологии чисто генетическим понятием гомогенности, но не было дано никаких намеков на какой-либо возможный метод распознавания гомогенности, кроме хорошо отработанных методов, обычно используемых при поиске гомологий.

Между спекулятивными эволюционистами и трансценденталистами существовало тесное духовное родство. Оба демонстрировали одинаковую подсознательную тягу к упрощенческим концепциям — трансценденталисты крепко держались за идею абсолютного единства типа, идеального существования "одного животного", а эволюционисты поступили точно так же, когда слепо и инстинктивно приняли доктрину монофилетического происхождения всех животных от одной первобытной формы. Жоффруа настаивал на том, что членистоногие построены по тому же плану, что и позвоночные: Дорн и Семпер не сделали ничего особенного, когда вывели обе группы от предка, сочетающего в себе основные признаки обеих. Решимость связать воедино все основные типы животного царства и привести их все к единой форме была общей как для эволюционных, так и для доэволюционных трансценденталистов.

Исходя из того факта, что все многоклеточные развиваются из яйцеклетки, которая представляет собой простую клетку, эволюционисты сделали вывод, что все они, должно быть, произошли из одной первичной клетки. Исходя из того факта, что следующим шагом в развитии является сегментация яйцеклетки, они утверждали, что предковые многоклеточные возникли в результате деления первичного простейшего с агрегацией продуктов деления. Исходя из того факта, что стадия гастролы очень часто формируется после завершения сегментации, они предположили, что все животные с зародышевым слоем произошли от предковой желудки.

Они совершенно проигнорировали возможность того, что фактам могло быть дано иное объяснение; они ухватились за самое простое и очевидное решение, потому что оно удовлетворяло их непреодолимому стремлению к упрощению. Но всегда ли самое простое объяснение является самым верным, особенно когда имеешь дело с живыми существами? Кому-то может быть позволено усомниться в этом. Легко объяснить структурное сходство членов классификационной группы предположением, что все они произошли от общей предковой формы; легко постулировать любое количество гипотетических обобщенных типов; но в отсутствие положительных доказательств такие упрощенческие объяснения всегда должны оставаться сомнительными. Эволюционисты, однако, не испытывали подобных угрызений совести.

Филогенетический метод ничем не отличался от трансцендентального — за исключением, возможно, того, что он научился у фон Бэра и Дарвина придавать больший вес эмбриологии. Критические замечания, высказанные Кювье и фон Бэром в адрес трансценденталистов и их теории перепросмотра, могли бы с равной справедливостью быть применены к филогенетическим спекуляциям, которые были основаны на биогенетическом законе. Существовала та же тенденция заикливаться на отдельных моментах сходства и пренебрегать остальной частью организации. Таким образом, на основании предполагаемой аналогии определенных структур с хордой позвоночных, предполагалось, что несколько групп беспозвоночных, таких как Enteropneusta, Rhabdopleura, Nemertea, были если не предковыми, то, по крайней мере, ответвлениями от прямой линии происхождения позвоночных. И если в некоторых из этих случаев можно было обнаружить другие точки сходства, все же не было предпринято успешной попытки показать, что общая организация какой-либо из этих форм соответствовала организации позвоночного типа. За возможным исключением теории асцидий, все многочисленные теории происхождения позвоночных страдали этим непоправимым недостатком, и ни одна из них не была полностью убедительной.

Несмотря на усилия эволюционистов, как и трансценденталистов, типы оставались различными или, в лучшем случае, связанными самыми общими узами.

Близость трансценденталистов и эволюционистов очень ясно проявляется в их общем контрасте в способах мышления со школой Кювье. Кардинальный принцип чистой морфологии заключается в том, что функция должна быть исключена из рассмотрения. Это необходимое и неизбежное упрощение, которое должно быть осуществлено, если мы вообще хотим создать науку о чистой форме. Но это ограничение мировоззрения, если перенести его с морфологии на общую биологию, становится вредным, поскольку оно намеренно игнорирует целую сторону жизни — и эту самую важную. Функциональная точка зрения, несомненно, необходима для любого общего понимания живых существ, и именно в этом школа Кювье имеет преимущество перед трансцендентальной — ее принципы применимы к биологии в целом.

Жоффруа и Кювье в доэволюционные времена хорошо иллюстрировали контраст между формальной и функциональной точками зрения. Для Жоффруа форма определяла функцию, в то время как для Кювье функция определяла форму. Жоффруа считал, что природа не создала ничего нового, а адаптировала существующие "материалы организации" для удовлетворения новых потребностей. Кювье, с другой стороны, всегда был готов признать способность природы формировать совершенно новые органы в ответ на новые функциональные требования.

Эволюционисты скорее следовали Жоффруа, чем Кювье. Они придавали большое значение гомологическому сходству и отвергали аналогии в строении как малоинтересные. Они странным образом не желали признавать существование конвергенции или параллельной эволюции и очень твердо придерживались отчетливо жоффруаистского взгляда на то, что Природа настолько ограничена единством состава, что она не может формировать и не формирует новые органы.

Никто не признавал этот основополагающий принцип эволюционной морфологии более четко, чем Хубрехт, который в своей статье 1887 года, после обобщения моментов сходства между немуртинами и позвоночными, которые привели его к предположению о генетической связи между ними, пишет следующее: "В основе всех рассуждений, содержащихся в этой главе, лежит убеждение, на котором так сильно настаивал Дарвин, что новые комбинации или органы не появляются в результате естественного отбора, если им не предшествовали другие, от которых они постепенно развиваются путем медленных изменений и дифференцировки.

"То, что хорда должна развиваться из архентеральной стенки, потому что опорная ось была бы полезна животному, может быть телеологическим предположением, но в то же время это эволюционная ересь. Никогда не было бы плодотворно пытаться связать различные вариации, предлагаемые, например, нервной системой во всем животном царстве, если бы допускались подобные предположения, поскольку тогда было бы столько же оснований говорить о повторяющемся и независимом происхождении центральной нервной системы из индифферентного эпибласта, сколько требуется в каждом частном случае. Это были бы шаги, которые могли бы вернуть нас на верный путь к доктрине независимых творений. Воспоминание о классических основах Дарвина, Хаксли и Гегенбаура, а также о блестящих построениях Бальфура и Вейсмана должно предостеречь нас от этих опасных областей" (стр. 644).

Тот же самый предрассудок лежит в основе идеи *Functionswechsel*, несмотря на общую функциональную направленность этой идеи.

Постоянное предположение Дорна состоит в том, что Природа вносит изменения в старые органы везде, где это возможно, вместо того, чтобы формировать новые. Он выводит жаберные щели из сегментарных органов, плавники и конечности - из жабр, ребра - из жаберных дуг и так далее, вместо того чтобы признать, что эти органы с таким же успехом могли возникнуть независимо. Он принципиально возражает против происхождения органов *de novo*. Так, опровергая предположение о том, что определенные органы, которых нет у низших позвоночных, могли возникнуть как новообразования, он пишет: "Против этого предположения можно направить всю тяжесть всех тех возражений, которые следует выдвигать вообще против метода объяснения, состоящего в обращении без крайней необходимости к *Deus ex machina*, "Новой формации", которая не лучше и не хуже, чем *Generatio equivoca*" (стр. 21).

Аналогичного характера было возражение против конвергенции. [\[456\]](#)

Почему, мы можем спросить, морфологи так не желали признавать творческую силу жизни? Дорн, например, был полностью осведомлен о большом преобразующем влиянии, оказываемом функцией на форму — его теория *функций* рассматривает Вехселя как наиболее мощный фактор изменения активности животного, его стремление наилучшим образом использовать свои органы, применять их при необходимости новыми способами для удовлетворения новых требований. Почему же тогда он не пошел дальше и не признал, что животное может своими собственными подсознательными усилиями формировать совершенно новые органы? Почему большинство морфологов присоединились к нему в принижении способности организма к самотрансформации?

Причин, по-видимому, было несколько. Во-первых, существует фундаментальная причина, заключающаяся в том, что идея активного творческого организма противна разуму, и что мы пытаемся всеми доступными нам средствами заменить ее какой-нибудь другой концепцией. Поступая таким образом, мы инстинктивно цепляемся за относительно менее живую сторону организмов — их рутинные привычки и рефлексy, их рутинную структуру — и игнорируем существенную активность, которую они проявляют как в поведении, так и в изменении формы.

Мы также склонны искать причины изменения формы, эволюции, насколько это возможно, вне живого организма. Вместе с Дарвином мы ищем преобразующие факторы в окружающей среде, а не в самом организме. Мы боремся с концепцией Ламарка, согласно которой живое существо незаметно добивается своего спасения слепыми и инстинктивными усилиями. Нам нравится думать об организмах как о машинах, как о пассивных изобретениях [457], постепенно совершенствуемый из поколения в поколение каким-либо внешним фактором, окружающей средой или естественным отбором, или как вам будет угодно. Все это заставляет нас опасаться верить в то, что Природа расточительна на новые органы.

Другие причины нежелания морфологов признать новое образование органов следует искать в главном принципе самой чистой морфологии, согласно которому единство плана накладывает железный предел на адаптацию, и в мощном влиянии, которое в то время оказывали материалистические привычки мышления. Телеология стала пугалом для подавляющего большинства биологов, и всякое реальное понимание позиции Кювье, по-видимому, в большинстве случаев было утрачено, хотя, как ни странно, телеологические концепции часто неосознанно вводились в ходе дискуссий о "полезности" органов в борьбе за существование.

Эволюционная морфология, будучи по большей части формой чистой или нефункциональной морфологии, согласовывалась тогда во всех существенных отношениях с доэволюционной или трансцендентальной морфологией.

Но она содержала в себе зародыш новой концепции, которая пролила новый свет на всю науку морфологию. Это была концепция организма как исторического существа.

Мы видели, что эту мысль с предельной ясностью выразил сам Дарвин (*выше*, стр. 233). В его глазах структура и деятельность живого существа были наследием далекого прошлого, организм был живым свидетельством достижений всей его наследственной линии. Какой свет эта концепция пролила на всю биологию! "Когда мы больше не смотрим на органическое существо, как дикарь смотрит на корабль, как на нечто совершенно недоступное его пониманию; когда мы рассматриваем каждое творение Природы как имеющее долгую историю; когда мы рассматриваем каждое сложное сооружение и инстинкт как итог многих

приспособлений, каждое из которых полезно для владельца, точно так же, как любое великое механическое изобретение является итогом труда, опыта, разума и даже промахов многочисленных рабочих; когда мы таким образом рассматриваем каждое органическое существо, насколько интереснее - я говорю по опыту - становится любое другое органическое существо". изучением естественной истории займись!" (*Происхождение*, 6-е изд., стр. 665-6).

Седжвик выразил то же самое с морфологической точки зрения, когда написал, имея в виду наследственное значение бластопоры: "Если в теории эволюции что—то есть, каждое изменение в эмбрионе должно было иметь аналог в истории расы, и наше дело как морфологов - выяснить это" (стр. 49, 1884).

Согласно теории эволюции, проблемы формы были неразрывно связаны с проблемой наследственности. Единство плана больше не могло быть объяснено идеалистически как проявление Божественных архетипических идей; оно имело реальную историческую основу и было унаследовано от общего предка. Теория эволюции придала смысл и понятность трансцендентальной концепции единства плана; в частности, она дала простое и удовлетворяющее объяснение тех загадочных рудиментарных органов, существование которых было таким камнем преткновения для телеологов. Это позволило заменить законы Меккеля-Серреса и фон Бэра биогенетическим законом, поскольку они в некоторой степени представляют собой комбинацию и интерпретацию обоих.

Где концепция эволюции оказалась особенно полезной, так это при интерпретации структур, которые не были непосредственно обусловлены адаптацией к современным требованиям, таких как, например, расположение жаберных щелей и дуг аорты во рту наземных позвоночных. Такие "символы наследия" могут быть объяснены только на основе гипотезы о том, что когда-то они имели функциональное или адаптационное значение. Почему, например, бластопор так часто выглядит как длинная щель, закрываемая за счет сращения, если только это не было первоначальным методом его формирования у отдаленных нижнечелюстных предков?

Этот вопрос вряд ли требует уточнения, поскольку он стал неотъемлемой частью всех наших размышлений о биологических проблемах. Однако, возможно, было бы неплохо для сохранения преемственности привести один или два примера исторической интерпретации строения животных. Первым удобно считать филогенетическую интерпретацию контраста между "мембраной" и "хрящевой тканью" костей.

В своей *работе "Грундзюге"* 1870 года Гегенбаур высказал предположение, что вложительные, или мембранные, кости произошли филогенетически от покровных окостенений, и это было подробно разработано несколько лет спустя О. Хертвигом. [\[458\]](#)

За много лет до этого несколько наблюдателей — Дж. Мюллер, Уильямсон и Стинструп были поражены сходством, существующим между плакоидными чешуйками и зубами косолапых рыб. Хертвиг развил эту мысль и пришел к выводу не только о том, что плакоидные чешуйки и зубы были строго гомологичны, но и о том, что все мембранные кости произошли филогенетически от окостенений, присутствующих в коже или слизистой оболочке рта, точно так же, как хрящевые кости произошли от хрящевых скелетов примитивных позвоночных. В некоторых случаях такой способ происхождения можно было наблюдать даже в онтогенезе, как Райхерт наблюдал у тритона, у которого определенные кости неба фактически сформированы в результате сращения маленьких зубов (*выше*, стр. 163). Хертвиг считал, что следующие кости

первоначально образовались в результате срастания зубов — парасфеноидная, сошниковая, небная, крыловидная, зубоносная часть предчелюстной кости, верхнечелюстная, зубодесневая и некоторые кости подъязычно-нижнечелюстного скелета костистых костей. Все вкладывающие кости (*Deckknochen*) черепа имели общее происхождение и могли быть прослежены до покровных скелетных пластинок, которые у предковых рыб образовывали плотный панцирь.

Эти выводы были приняты самим Келликером, который написал в своем *труде* *Entwicklungsgeschichte* (1879)— "Различие между первичными, или примордиальными, и вложенными, или вторичными костями с морфологической точки зрения является четким и определенным. Первые представляют собой окостенения (хрящевого) первичного скелета, вторые формируются вне этого скелета и, вероятно, все являются окостенениями кожи или слизистой оболочки" (стр. 464).

Гегенбаур [459] последовательно отстаивал филогенетическое происхождение вкладывающих костей из кожных окостенений и даже пошел дальше и вывел замещающие кости также из кожного покрова, таким образом установив прямое сравнение между скелетными образованиями позвоночных и беспозвоночных. Замещающие кости представляли собой настоящие покровные окостенения, которые постепенно погружались под кожу, становясь частью внутреннего скелета; замещающие кости были продуцированы клетками (остеобластами), которые в конечном итоге были получены из кожного покрова. [460]

Еще один пример исторической интерпретации строения животных, взятый из совершенно другой области, представлен размышлениями Долло [461] об истории предков сумчатых. В блестящей статье 1880 года [462] Хаксли высказал предположение, что предками сумчатых были древесные формы. "Я считаю вероятным, - писал он, - исходя из характера рес, что примитивные формы, от которых произошли существующие сумчатые, были древесными животными; и, как я полагаю, нетрудно увидеть, что при таких привычках животному, возможно, было очень выгодно избавляться от своих детенышей изнутри своего тела на как можно более раннем этапе развития и снабжать их питанием в более поздние периоды через млечные железы, а не через несовершенную форму плаценты" (стр. 655).). Долло развил это предположение, которое тем временем было подкреплено открытием Хиллом настоящей аллантоидной плаценты у *Perameles*, продемонстрировав в ноге современных сумчатых определенные особенности, которые можно интерпретировать только как унаследованные от того времени, когда предки сумчатых были животными, живущими на деревьях. К ним относились появление противопоставленного большого пальца ноги (когда он вообще присутствовал), значительное развитие четвертого пальца, редукция и частичный синдактилизм второго и третьего пальцев, а в некоторых случаях и регрессия ногтей. Было показано, что эти признаки типичны для древесных позвоночных, и их встречаемость у не древесных форм указывала на то, что они произошли от предков, живших на деревьях. Следы древесного происхождения можно было обнаружить даже у сумчатого крота *Notoryctes*.

Это всего лишь два примера из сотен, которые можно было бы привести. Современная структура интерпретировалась в свете прошлой истории; считалось, что общий элемент в органической форме обусловлен общим происхождением; существование рудиментарных и нефункциональных органов больше не было загадкой.

Существовала даже тенденция концентрировать внимание на исторической стороне структуры, на том, что животное пассивно унаследовало, а не на том, чего оно лично достигло. Гомологии считались более интересными, чем аналогии, рудиментарные органы - более интересными, чем плодные и личиночные адаптации. Конвергенция была предана анафеме. Мертвый груз прошлого был оценен в полной мере и даже больше, чем его полная ценность; а существенная жизнедеятельность живого существа, столь ясно проявляющаяся в развитии и регенерации, была проигнорирована или забыта.

Но эволюционная морфология для всех практических целей была развитием чистой или идеалистической морфологии и была бессильна воплотить в жизнь новую концепцию, которой обогатила ее теория эволюции. Далеко искать причину не приходится. Чистая морфология - это, по сути, наука о сравнении, которая стремится выявить единство, скрытое за разнообразием органических форм. Она не занимается непосредственно причинами органического разнообразия — это скорее задача наук об индивидууме, наследственности и развитии. Возьмем пример — теория рекапитуляции может законно использоваться как закон чистой морфологии, поскольку устанавливает абстрактную связь онтогенеза с филогенезом, и вероятная линия происхождения любого организма может быть выведена из нее, просто как вопрос идеального происхождения одной формы от другой; но объяснение причины рекапитуляции истории предков в процессе развития явно не может быть дано чистой морфологией без посторонней помощи. Из того факта, что обыкновенная морская звезда демонстрирует в процессе своего развития отчетливые следы стебля [463] можно сделать вывод, принимая во внимание и другие свидетельства, что предки морских звезд были на одной стадии своего существования стеблеобразными и сидячими организмами. Но это оставляет без ответа вопрос о том, как и почему морская звезда спустя столько миллионов лет все еще повторяет часть организации одного из своих отдаленных предков. Почему эта особенность сохраняется и какими средствами она сохранялась на протяжении бесчисленных поколений? Ясно, что ответ может быть дан только наукой о причинах образования и сохранения формы, каузальной морфологией, основанной на изучении наследственности и развития.

С точки зрения чистого морфолога теория рекапитуляции является инструментом исследования, позволяющим ему реконструировать вероятные линии происхождения; с точки зрения исследователя развития и наследственности факт рекапитуляции представляет собой сложную проблему, решение которой, возможно, дало бы ключ к истинному пониманию реальной природы наследственности.

Чтобы в полной мере использовать концепцию организма как исторического существа, необходимо понять причинную связь между онтогенезом и филогенезом.

В следующей главе мы увидим, что трансформация морфологии из сравнительной в причинно-следственную науку действительно произошла к концу столетия и что был достигнут определенный прогресс в понимании связи между индивидуальным развитием и историей предков, особенно Ру и Сэмюэлем Батлером, работавшими с плодотворной ламаркистской концепцией преобразующей способности функции.

[456] Важность конвергенции стала осознаваться после того, как мода на филогенетические спекуляции прошла — см. Фридман, *Конвергенция организмов*, Берлин, 1904, и А. Уилли, *Конвергенция в эволюции*, Лондон, 1911. Also L. Vialleton, *Elements de morphologie des Vertébrés*, Paris, 1912.

[457] С этой точки зрения существует очень глубокая аналогия между искусственным и естественным отбором. Согласно теории естественного отбора, организмы представляют собой безжизненные конструкции, которые механически совершенствуются внешним воздействием, точно так же, как машины совершенствуются в процессе сознательного отбора наиболее успешных из ряда конкурирующих моделей. (Ср. отрывок, цитируемый ниже, на стр. 308.)

[458] *Арх. ф. микр. Anat.*, xi. (дополнение), 1874; *Morph. Jahrb.*, ii., 1876, v. 1879 и vii., 1882.

[459] *Верглейх. Anat. d. Wirbelthiere*, i., pp. 200-1, 1898.

[460] Для получения полного исторического отчета о работе над мембранами и хрящевыми костями (а также над теорией черепа) см. E. Gaupp, "Altere und neuere Arbeiten über den Wirbelthierschädel", *Ergeb. Anat. Entw.*, x., 1901, and "Die Entwicklung des Kopfskelettes," in Hertwig's *Handbuch vergl. anat. Entwickl. d. Wirbelthiere*, iii., 2, pp. 573-874, 1905.

[461] "Les Ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles?" *Трев. Статистика. зоол. Вумеро*, vii., стр. 188-203, стр. xi.-xii., 1899. См. также Бенсли, *Перевод. Linn. Soc.* (2) ix., стр. 83-214, 1903.

[462] *Текст. Зоол. Соч.*, стр. 649-62, 1880. *Науч. зап.*, iv., стр. 457-72.

[463] Дж. Ф. Геммилл, *фил. Пер. В*, ссв., стр. 255, 1914.

ГЛАВА XVIII

НАЧАЛА ПРИЧИННОЙ МОРФОЛОГИИ

Вплоть до восьмидесятых годов морфология животных оставалась чисто описательной наукой, довольствуясь констатацией и обобщением отношений между сосуществующими и последовательными состояниями формы у одних и тех же и у разных животных. Не было предпринято никаких серьезных попыток обнаружить причины, которые привели к возникновению формы у индивида и расы в целом.

Верно, что теория эволюции предложила простое решение великой проблемы единства в разнообразии животных форм, но это решение было чисто формальным и мало выходило за рамки абстрактного вывода более сложных из более простых форм, которое было основной операцией доэволюционной морфологии. Мало что было известно о действительных причинах онтогенеза и совсем ничего о причинах филогенеза; например, заявление Геккеля о том, что филогенез был механической причиной онтогенеза, было чистой риторикой.

Физиология животных, со своей стороны, развилась в полной изоляции от морфологии в науку о функционировании взрослого и законченного животного, рассматриваемую как более или менее стабильный физико-химический механизм. Со времен Людвиг, Клода Бернара и Э. Дюбуа Реймона главной заботой физиологов был анализ жизнедеятельности по составляющим ее физическим и химическим процессам и отслеживание обмена веществом и энергией между организмом и окружающей средой. Физиологи оставили нетронутой, возможно, мудро, гораздо более сложную проблему причин развития формы. Для всех практических целей они принимали животное-машину как данность и не беспокоились о способе ее возникновения. Они

действительно считали, что образование формы обусловлено комплексом физико-химических причин, которые они надеялись когда-нибудь разгадать; [464] но эта будущая физиология развития оставалась вполне эмбриональной.

Физиология тогда еще по-настоящему не соприкасалась с проблемами формы и не могла оказать морфологу прямой помощи, когда он обратился к исследованию причин формообразования. Однако это оказало определяющее влияние на методы тех, кто первым проложил путь на этой Ничейной земле между собственно морфологией и физиологией. Но важно, что именно морфолог, а не физиолог сделал первую зачистку.

Пионером в этой области, как исследователем, так и мыслителем, был У. Ру, который в восьмидесятых набросал основные контуры новой науки о причинной морфологии, которой он дал название *Entwicklungsmechanik*. Выбор названия был преднамеренным, и это слово подразумевало, во-первых, что новая наука по сути является исследованием развития формы, а не способа действия сформированного механизма, и, во-вторых, что методы, которые должны быть приняты, были механистическими. [465]

Хотя Ру был единственным зачинателем науки о *Энтивиклунгсмеханике*, он, конечно, был не первым, кто экспериментально исследовал процессы формирования животной жизни. Изучение регенерации восходит к Трембли (1740-44), Реомюру (1742), Бонне (1745) и Спалланцани (1768-82), [466] а в годы, предшествовавшие деятельности Ру, хорошая работа была проделана Филиппо. Начало было положено экспериментальной тератологией Э. Жоффруа Сент-Илера и других, а работа К. Дареста [467] остается классической. Еще в 18 веке некоторые эксперименты Джона Хантера имели отношение к проблемам формы; его работа по трансплантации была продолжена в 19 веке Флоуренсом, П. Бертом, Оллье и многими другими. При основании в 1872 году *Архива экспериментальных и генеральных зоологических исследований* Х. де Лаказ-Дютье выдвинул в своем предисловии убедительный призыв к использованию экспериментального метода в зоологии.

В некотором смысле более непосредственно связанной с *Entwicklungsmechanik* была его попытка в 1874 году [468] объяснить на механических принципах формирование определенных эмбриональных органов путем изгибов трубок или пластинок клеток. "Он сравнил различные слои куриного эмбриона с эластичными пластинками и трубками; исходя из них, он предположил, что некоторые из основных органов могут быть сформированы в результате простой локальной неравномерности роста — например, желудочки мозга, пищеварительный канал, сердце — и далее ему удалось имитировать формирование этих органов, складывая, пережимая и разрезая различными способами резиновые трубки и пластины". [469]

Но Ру, несомненно, был первым, кто провел систематический обзор проблем, требующих решения, и разработал организованный метод атаки. Его самые ранние работы посвящены важной проблеме функциональной адаптации — ее важности для организма и ее возможному механистическому объяснению. Первая статья [470] была посвящена исследованию разветвления и распределения артерий в организме человека (1878), а вторая статья на ту же тему последовала в 1879 году. [471]

В этих работах Ру показал, как развитие кровеносно-сосудистой системы в значительной степени определяется прямой адаптацией к функциональным требованиям, и он сделал вывод о существовании в сосудистых тканях определенных жизненно важных свойств, благодаря

которым происходит функциональная адаптация кровеносных сосудов. Таким образом, интима, или внутренняя выстилка, должна обладать способностью реагировать на трение, создаваемое током крови, таким образом, чтобы оказывать наименьшее возможное сопротивление ее течению; мышечные оболочки должны реагировать на повышенное давление, становясь толще, и так далее.

За этими статьями последовала в 1881 году его хорошо известная книга "*Борьба за существование в организме*", в которой содержалась разработка его механистического объяснения функциональной адаптации и большинства элементов его общей "причинно-аналитической" теории формообразования. В то время считалось, что значение книги заключается в предполагаемом применении идеи отбора к объяснению внутренней приспособленности строения животных — в теории "клеточного отбора", и книга была обязана своим успехом тому, что она так хорошо вписывалась в господствующий в то время дарвинизм. Но его реальное значение как большого шага к причинной морфологии, естественно, не было оценено в полной мере.

В течение следующих нескольких лет Ру продолжал свои исследования функциональной адаптации, [472] и в то же время сделал новый шаг вперед, открыв, почти одновременно с физиологом Пфлюгером, изучение экспериментальной эмбриологии. Ранее были сделаны отдельные наблюдения за развитием отдельных бластомеров или частей бластул, например, Геккелем и Чаном, [473] но Ру [474] и Пфлюгер [475] были первыми, кто систематически исследовал этот предмет, выбрав для своей работы яйцо лягушки. [476] Ру в течение многих лет продолжал заниматься этим направлением работы. [477]

В 1890 году он составил программу и манифест [478] of *Entwicklungsmechanik* as "an anatomical science of the future," and in 1895 he founded the famous *Archiv für Entwicklungsmechanik*, опубликовал в том же году два больших тома своего собрания сочинений, [480] из которых первый том посвящен функциональной адаптации, второй - экспериментальной эмбриологии.

Его последующая работа включает в себя несколько важных общих статей; [481] помимо ряда специальных мемуаров, посвященных факторам развития и его первоначальной теме - функциональной адаптации. [482]

В нашем очерке его взглядов у нас будет возможность обратиться, в частности, к его публикациям 1881, 1895 годов ("*Einleitung*"), 1902, 1905 и 1910 годов.

Хотя биологическая философия Ру является абсолютной механистической, он все же признает трудность, даже невозможность, прямого сведения развития к физико-химическому уровню. Он пытается придерживаться курса, находящегося на полпути между симплицистскими концепциями материалистов и "метафизикой" школы неовитализма, которая вскоре возникла благодаря экспериментальному изучению развития и регенерации. В 1895 году он пишет: "Слишком простая механистическая концепция, с одной стороны, и метафизическая концепция, с другой, представляют Сциллу и Харибду, между которыми плыть действительно трудно, и пока мало кто достиг удовлетворительных результатов; нельзя отрицать, что с ростом знаний соблазн второго в последнее время заметно возрос" (стр. 23).

Метод *via media*, принятый Ру, - это анализ развития не непосредственно простых физико-химических процессов, а более сложных органических процессов, зависящих от фундаментальных свойств живой материи. Цель *Entwicklungsmechanik* определяется Ру как

сведение событий развития к наименьшему количеству и простейшим *Wirkungsweisen*, или причинным процессам. [483] Можно выделить два класса причинных процессов, как "сложные компоненты" и "простые компоненты" развития. Последние непосредственно объясняются законами физики и химии; первые, хотя и являются по своей сути физико-химическими, все же настолько сложны, что в настоящее время их нельзя свести к физико-химическим терминам. Конечной целью *Entwicklungsmechanik* является сведение разработки к ее "простым компонентам", но его главной задачей на сегодняшний день и на многие годы вперед является анализ разработки по ее "сложным компонентам".

Следует признать, что эти сложные компоненты в значительной степени соответствуют физическим и химическим законам. Они загадочны в том смысле, что их еще нельзя объяснить механистически, но они постоянны в своем действии и при одних и тех же условиях всегда производят один и тот же эффект — следовательно, они могут стать предметом строго научного изучения. Они представляют собой биологические обобщения, по своей значимости равные обобщениям физики и химии.

Основные "сложные компоненты", которые признает Ру, заключаются примерно в следующем: — Сначала идут элементарные клеточные функции ассимиляции и диссимиляции, роста, размножения и наследственности, движения и саморазделения (как особая координация клеточных движений). Затем, на несколько более высоком уровне, происходит самодифференцировка и трофическая реакция на функциональные стимулы. Также можно выделить компоненты еще большей сложности, как, например, биогенетический закон. Различные тропизмы, проявляющиеся в процессе развития, можно рассматривать как "директивные" компоненты комплекса. Должна быть добавлена вездесущая способность саморегуляции, которая сама по себе не является компонентом, а скорее способом или особым свойством любого функционирования.

Следует заметить, что "сложные компоненты" Ру - это просто общие свойства или функции организованной материи.

Выражая мысль Ру по-другому, мы могли бы сказать, что жизнь может быть определена только функционально, т.е. путем перечисления "сложных компонентов" или элементарных функций, которые проявляют все живые существа, вплоть до самых простых. "Живые существа, - пишет Ру, - в настоящее время могут быть определены с любым приближением к полноте только функционально, то есть через характеристику их деятельности, поскольку у нас есть адекватное представление об их функциях в общем виде, хотя наше знание частных ни в коем случае не является полным" (стр. 105, 1905). Определяемые самым общим и абстрактным образом, живые существа - это материальные объекты, которые сохраняются, несмотря на их метаболизм, и, благодаря их способности к саморегуляции, несмотря также на изменения окружающей среды. Это "функциональный минимум-определение жизни" (стр. 106-7, 1905).

Теперь мы можем перейти к рассмотрению отношения функции к форме на протяжении всего процесса развития. Ру различает во всем развитии два периода, в первом из которых орган формируется до его функционирования и независимо от него, в то время как во втором дифференцировка и рост органа зависят от его функционирования. В последнее время (1906 и 1910) Ру выделил три периода, считая вторым переходный период, когда форма частично самоопределяется, частично определяется функционированием. Поскольку эта концепция Ру имеет величайшее значение, мы рассмотрим ее несколько подробнее.

Идея была впервые развита в *"Борьбе за выживание"* (1881), где он писал: "В жизни всех частей следует различать два периода: эмбриональный в широком смысле, в течение которого части развиваются, дифференцируются и растут сами по себе, и период более полного развития, в течение которого рост, а во многих случаях также баланс ассимиляции и диссимиляции, может произойти только под влиянием стимулов" (стр. 180). Таким образом, существует период самодифференцировки, в течение которого органы грубо формируются в ожидании функционирования, и период функционального развития, в течение которого органы совершенствуются за счет функционирования и только за счет функционирования. Эти два периода не могут быть резко отделены друг от друга, и переход от одного к другому не происходит одновременно в разных тканях и органах.

Концепция более полно выражена в 1905 году следующим образом: "Это разделение (развития на два периода) задумано только как первое начало. Первый период я называл эмбриональным периодом κατ' ἐξοχήν, или периодом зачатков органов. Он включает "непосредственно унаследованные" структуры, т.е. структуры, которые непосредственно предопределены в структуре зародышевой плазмы, как, например, первая дифференцировка зародыша, сегментация, формирование зародышевых листков и зачатков органов, а также следующая стадия "дальнейшей дифференцировки" и *независимого* роста и поддержания, то есть роста и поддержания, которые происходят без функционирования органов.

Соответственно, это период непосредственного формирования посредством действия формирующего механизма, скрытого в зародышевой плазме, а также период самосохранения сформированных частей без активного функционирования.

Второй период - это период "развития функциональной формы". Он включает дальнейшую дифференциацию и поддержание в их типичной форме органов, заложенных в первом периоде; и это достигается выполнением специфических функций органов. Этот период вносит последние штрихи в более тонкую функциональную дифференциацию органов и, таким образом, обеспечивает "более тонкую функциональную гармонию" всех органов с целым. Формирующая активность, проявляемая в течение этого периода, зависит от того обстоятельства, что функциональный стимул, или, скорее, выполнение органами своих специфических функций, сопровождается вспомогательной формирующей активностью, которая действует частично путем создания новой формы и частично путем поддержания той, которая уже сформирована.... Между двумя периодами лежит, по-видимому, переходный период, промежуточная стадия различной продолжительности в различных органах, в которой оба класса причин участвуют в дальнейшем наращивании уже сформированных, причины первого периода в постепенно уменьшающейся степени, причины второго - в возрастающей степени" (стр. 94-6, 1905).

В первый период орган формирует или определяет функцию, во второй период функция формирует орган или, по крайней мере, завершает его дифференцировку. Характерно, что в первом периоде функционально адаптированная структура проявляется при полном отсутствии функционального стимула.

Объяснение разницы между этими двумя периодами следует искать в разной эволюционной истории признаков, сформировавшихся в течение каждого из них. Признаки первого периода являются *унаследованными* признаками и, взятые вместе, составляют историческую основу

формы и деятельности организма; признаки второго периода приобретены позже и еще не вошли в расовое наследие.

Унаследованные признаки проявляются в процессе развития при отсутствии стимула, который первоначально вызвал их появление; приобретенные признаки - это те, которые еще не освободились от этой зависимости от функционального стимула. Признаки первого периода первоначально, как и признаки второго периода, полностью зависели в своем развитии от функциональных стимулов, в ответ на которые они возникли, и только постепенно, в ходе поколений, они приобрели ту независимость от функционального стимула, которая закрепила за ними статус истинно унаследованных признаков. Говоря о формирующих стимулах, которые активны во втором периоде развития, Ру пишет: "Эти стимулы могут также производить новую структуру, которая, если она постоянно формируется на протяжении многих поколений, в конце концов становится наследственной, т.е. развивается у потомков в отсутствие стимулов, становится в нашем смысле эмбриональной" (стр. 180, 1881). Опять же, "характеристики формы, которые первоначально были приобретены в постэмбриональной жизни в результате функциональной адаптации, могут развиваться у эмбриона без функционального стимула и могут в более позднем развитии стать более или менее полностью дифференцированными и сохранять эту дифференциацию без функциональной активности или с ее минимумом. Но при продолжающемся отсутствии функциональной активности они атрофируются... и в конце концов исчезают" (стр. 201, 1881).

Эта концепция природы наследственной передачи является важной и представляет собой первый большой шаг к реальному пониманию исторического элемента в органической форме и деятельности. Это обеспечивает практический критерий для отличия признаков "наследия" от приобретенных, признаков палингенетических от ценогенетических — критерий, который описательная морфология не смогла найти. [484] Введение функционального момента в концепцию наследственности было методологическим достижением первостепенной важности, поскольку оно понятным образом связало проблемы эмбриологии, а косвенно и всей морфологии, с проблемой передачи по наследству и придало форму и содержание концепции организма как исторического существа.

Именно этот элемент в теориях Ру ставит их так далеко впереди теорий Вейсмана. Вейсман на самом деле не занимался большой проблемой отношения формы к функции, и он не оставил места в своей механической системе предварительного формирования для функционального развития или развития второго периода; он рассматривал любое развитие как, в смысле Ру, эмбриональное и обусловленное автоматической распаковкой сложной зародышевой организации. Сам Ру был в определенной степени преформационистом, поскольку развитие его характеров первого периода обусловлено унаследованной организацией зародышевой плазмы и происходит чисто автоматически. Действительно, именно его эксперименты с яйцом лягушки (1888) предоставили одни из самых убедительных доказательств в пользу мозаичной теории развития. Однако количество *анлагена*, которое он постулирует в зародыше, невелико, и зародышевая плазма в его представлении о ней имеет относительно простую структуру (стр. 103, 1905).

Передача приобретенных признаков составляет, конечно, неотъемлемую часть концепции наследственности и развития Ру, поскольку без этой передачи характеры второй стадии не могли бы трансформироваться в характеры первой стадии. Он довольно подробно обсуждает

этот сложный вопрос в *"Борьбе за власть"*, приходя к выводу, что такая передача происходит в небольшой степени и постепенно, и что требуется много поколений, прежде чем новый характер сможет стать наследственным. Он считает, что приобретенные признаки, вероятно, передаются на химическом уровне. Вполне возможно, что приобретенные изменения формы зависят от химических изменений или коррелируют с ними, и что, поскольку зародышевые клетки находятся в тесных метаболических отношениях с сомой, эти химические изменения могут проникнуть в зародышевые клетки и так модифицировать их, что у потомков появится предрасположенность к подобным изменениям формы. [485] С этой точки зрения проблема передачи может быть объединена в более широкую проблему получения формы посредством химических процессов — центральную проблему всего развития.

Унаследованные признаки развиваются в результате автоматического процесса самодифференцировки, и отдельные части эмбриона демонстрируют в течение этого первого периода удивительную функциональную независимость друг от друга. Но это положение вещей постепенно меняется по мере достижения второго периода, пока, наконец, все производство и поддержание формы и вся корреляция не будут зависеть от функционирования. Именно в первый период автоматического развития за счет внутренних "определяющих" факторов наиболее четко проявляются функции "развития" в строгом смысле, *например*, автоматический рост, деление и самодифференцировка. Во втором, или "функциональном", периоде вступает в силу формирующее влияние функции на структуру, и развитие становится в значительной степени вопросом "функциональной адаптации" к функциональным требованиям.

Согласно Ру, любая структура либо функциональна, либо нефункциональна. Первая включает в себя всю структуру, которая приспособлена для выполнения некоторой функции. "Таковыми функциональными структурами" являются, например, состав поперечно-полосатых мышечных волокон из фибрилл и этих волокон из мышечных призм, или, опять же, длина и толщина мышц, статическая структура костей, состав желудка и кровеносных сосудов из продольных и кольцевых волокон, внешняя форма центрального позвонка и клиновидных костей стопы" (стр. 73, 1910). Действительно, как уже указывал Кьюве, практически каждый орган в организме обладает функциональной структурой, которая точно и до мелочей приспособлена к той функции, которую он предназначен выполнять. Таким образом, если привести несколько дополнительных примеров, артерии превосходно приспособлены в отношении размера просвета, эластичности стенки, направления разветвления для проведения крови ко всем частям тела с наименьшей возможной потерей движущей силы за счет сопротивления трению. Таким образом, губчатое вещество длинных костей также расположено в виде пластинок, которые принимают направление основных напряжений, приходящихся на кости при действии.

Функциональная структура может формироваться либо в первый, либо во второй период развития, может быть как унаследованной, так и приобретенной, но полной дифференциации она достигает только во втором периоде, *т.е.* под влиянием функционирования. С практической точки зрения, полное развитие функциональной структуры и ее дальнейшее сохранение напрямую зависят от выполнения конкретной функции, которой она служит. Во втором периоде, но не в первом, повышенное использование приводит к гипертрофии функциональной структуры, неиспользование — к атрофии.

От функциональной структуры следует отличать нефункциональную структуру, которая не имеет никакого отношения к функциям организма — не приспособлена ни для выполнения какой-либо

из них, ни возникла как побочный продукт функциональной деятельности. "К этой категории относятся, например, среди типичных структур треугольная форма поперечного сечения большеберцовой кости, доликоцефальная или брахицефальная форма черепа, большинство внешних признаков, отличающих роды и виды, многие внешние особенности эмбриона, которые изменяются в ходе развития, помимо большинства аномальных форм, проявляющихся в виде уродств, опухолей и т.д." (стр. 74, 1910). Функциональная адаптация не влияет на нефункциональную структуру и, соответственно, может быть оставлена здесь без внимания.

Итак, влияние функционирования на форму и структуру органа двоякое. Во—первых, это немедленные изменения, вызываемые самим процессом функционирования - например, укорочение и утолщение скелетных мышц при их действии. Это чисто временное изменение, поскольку орган сразу же возвращается в свое нормальное состояние покоя, как только он перестает функционировать. Такое временное функциональное изменение, вызываемое в момент функционирования, обычно зависит в своей инициации от какого-либо нервно-мышечного механизма, хотя оно может быть вызвано также химическим стимулом. Таким образом, это всегда феномен "поведения". "От таких временных изменений следует резко отличать все постоянные изменения, которые впервые проявляются ощутимым образом в результате часто повторяющейся или продолжительной повышенной функциональной активности. Они создают новое и прочное внутреннее равновесие органа, заключающееся во введении новых молекул или перегруппировке старых. По этой причине они переживают периоды изменения функциональной формы, или, если, как в случае с мышцами, они сами изменяются во время функциональной активности, они восстанавливают свое состояние, когда орган перестает функционировать" (стр. 72, 1910). "Часто повторяющееся упражнение или усиленная тренировка определенных функций, или повторяющееся действие функциональных стимулов, которые их определяют, приводит, как мы уже говорили ранее, к истинным изменениям формы в качестве побочного продукта. Они бывают двух видов. Поскольку эти изменения формы облегчают повторение конкретных функций, я назвал их *функциональной адаптацией*.... Такие, которые не улучшают функционирование органа, действительно являются побочными продуктами функционирования, но без адаптивного характера; они вообще не принадлежат к классу функциональных адаптаций" (стр. 75, 1910).

Теперь мы можем спросить, каким образом функциональные адаптации могут возникать как побочные продукты функционирования.

Ясно, что естественный отбор в смысле индивидуального или "персонального" отбора не может адекватно объяснить происхождение функциональной структуры и функциональную гармонию структуры, поскольку тысячи клеток должны были бы целенаправленно изменяться вместе, прежде чем можно было бы получить какое-либо реальное преимущество в борьбе за существование, и в высшей степени маловероятно, что это могло произойти в результате случайной вариации. [486] Развитие целенаправленной внутренней структуры можно объяснить только свойствами соответствующих тканей.

В качестве иллюстрации и доказательства утверждения о том, что функциональная адаптация обусловлена свойствами тканей, мы можем привести развитие и регуляцию кровеносно-сосудистой системы, которая была тщательно изучена с этой точки зрения Ру и Оппелем (1910).

Похоже, что в короткий первый период автоматического нефункционального развития закладываются только самые первые зачатки сосудистой системы. Весь последующий рост и

дифференцировка кровеносных сосудов приходится на второй период и обусловлена полностью или в значительной степени прямой функциональной адаптацией к требованиям тканей. Таким образом, из зачатков, сформированных в первый период, прорастают окончательные сосуды в прямом приспособлении к потреблению пищи тканями, которые они должны снабжать. Размер, направление и внутренняя структура этих сосудов точно регулируются в соответствии с той ролью, которую они играют в экономике целого, и это регулирование осуществляется благодаря особым свойствам или реактивным способностям различных тканей, из которых состоят кровеносные сосуды.

Свойства, которые Ру вынужден постулировать в сосудистых тканях после тщательного анализа различных видов функциональной адаптации, проявляемых кровеносными сосудами, суммируются им следующим образом:

"(1) Способность — в зависимости от непосредственной чувствительности, которой обладает эндотелий и, возможно, также другие слои интимы, — поддаваться воздействию крови, насколько позволяют внешние связи сосуда. Таким образом, стенка приспособляется к гемодинамически обусловленной "естественной" форме кровотока и достигает этой формы настолько близко, насколько это возможно". Благодаря этой способности ткани, выстилающей кровеносные сосуды, размер просвета и направление разветвления регулируются таким образом, чтобы оказывать наименьшее возможное сопротивление потоку крови.

"(2) Способность, которой обладает эндотелий капилляров каждого органа, качественно приспособляться к конкретному метаболизму органа". Однако такая приспособленность капилляров чаще всего является наследственным состоянием, *т.е.* Возникает в первый период развития.

"(3) Способность, которой обладают стенки капилляров, стимулироваться к прорастанию и ветвлению за счет усиления функционирования, *т.е.*, за счет увеличения диффузии, и их способность проявлять химически обусловленный цитотропизм, который заставляет ростки находить друг друга и объединяться. Аналогичный процесс можно непосредственно наблюдать в изолированных сегментированных клетках, которые стремятся объединяться вследствие силы взаимного притяжения.

"(4) Способность формировать нормальные стенки артерий в ответ на сильное прерывистое давление и нормальные стенки вен в ответ на постоянное меньшее давление". Например, Фишером и Шмиденом было показано, что у собак участок вены, пересаженный в артерию, приобретает артериальную структуру, по крайней мере, в том, что касается круговой мускулатуры, толщина которой удваивается.

"(5) Способность регулировать нормальную [487] длину артерий и вен в соответствии с ростом окружающих тканей таким образом, что растягивающее действие кровотока приводит сосуд к его надлежащей функциональной длине.

"(6) Способность формировать в ответ на небольшое увеличение продольного натяжения новые конструктивные элементы, которые занимают свое место рядом с существующими продольными волокнами.

"(7) Способность регулировать ширину круговой мускулатуры в соответствии со степенью потребления тканями пищи в ответ на нервные импульсы, инициируемые в этих тканях.

"(8) Способность круговой мускулатуры реагировать на такое непрерывное функциональное расширение путем образования новых структурных частей в круговой мускулатуре и, таким образом, постоянного расширения сосуда или за счет этого нового образования мышечных волокон, утолщающих круговую мускулатуру.

"(9) Способность стимулироваться повышенным кровяным давлением для производства тех же структурных изменений, что упомянуты в п. 8, хотя здесь реакция обусловлена иным образом" (стр. 126-7, 1910).

Именно благодаря описанным выше свойствам тканей происходит сложная функциональная адаптация кровеносных сосудов.

Развитие сосудистой системы - это не просто автоматическое и механическое придание формы, отдельное от функционирования и независимое от него; оно подразумевает живую и скоординированную деятельность соответствующих тканей и органов, способность активно реагировать на предвиденные и непредвиденные обстоятельства. Таким образом, форма — это не что-то фиксированное и застывшее, а постоянно меняющееся проявление функциональной активности. "Поскольку большая часть структуры и формы кровеносных сосудов возникает в результате прямой адаптации к функционированию, сосуды взрослых людей и животных не являются фиксированными структурами, которые, однажды сформировавшись, сохраняют свою форму и структурное построение неизменными на протяжении всей жизни; напротив, даже для продолжения своего существования им требуется стимул функциональной активности.... Полностью сформированные кровеносные сосуды не являются статичными структурами, какими они представляются в соответствии с учением нормальной гистологии и какими их долгое время считали. Наблюдение и описание нормального развития никогда не показывает нам ничего, кроме видимой стороны органических явлений, *продуктов* деятельности, и оставляет нас в неведении относительно реальных процессов развития и сохранения формы и их причин" (стр. 125, 1910).

Главное в организации - это не форма, а деятельность. Именно в этом возвращении к кювье, или функциональному отношению к проблемам формы, мы считаем величайшую заслугу Ру перед биологией. Однако такая позиция, по-видимому, отдает витализмом, а Ру, как мы видели, не является виталистом. Он считает, что удивительные и явно целенаправленные свойства тканей, лежащие в основе всех процессов функциональной адаптации, возникли "естественным образом" в ходе эволюции, под действием естественного отбора на различные свойства, полезные и бесполезные, которые случайно проявились у первичных живых организмов. Более того, он глубоко проникнут материалистической философией своей юности, и действительно, одной из главных характеристик его системы является то, что он формулирует фундаментальные свойства жизни в терминах обмена веществ. Жизненно важным качеством для Ру является особый процесс или способ ассимиляции. Способность "морфологической ассимиляции", посредством которой форма придается бесформенным химическим процессам, является конечным термином анализа Ру — "наиболее общей, наиболее существенной и наиболее характерной формирующей деятельностью жизни" (стр. 631, 1902).

Теперь мы должны очень кратко рассмотреть первые результаты, достигнутые коллегами Ру в области причинной морфологии. Как указывает Д. Барфурт, [\[488\]](#) в 1880-90-е годы произошло общее пробуждение интереса к экспериментальной морфологии, и трудно сказать, была ли работа Ру причиной или следствием. "К этому периоду относятся, - пишет Барфурт, -

экспериментальные исследования Борна и Пфлюгера о половых различиях у лягушек (1881), Пфлюгера о партеногенетической сегментации яйцеклеток амфибий, о скрещивании между амфибиями и по другим важным темам (1882). В следующем году (1883) появились две фундаментально важные статьи Э. Пфлюгера и В. Ру: Пфлюгер опубликовал свои исследования о "влиянии силы тяжести на клеточное деление", Ру - свои экспериментальные исследования о "времени определения главных плоскостей у эмбриона лягушки".... В том же году появились экспериментальные исследования А. Раубера "О влиянии температуры, атмосферного давления и различных веществ на развитие яйцеклеток животных", которые повлекли за собой множество подобных работ. В следующем году (1884) разгорелась оживленная полемика по поводу гравитационных экспериментов Пфлюгера с яйцами животных, в которых принимали участие Пфлюгер, Борн, Ру, О. Хертвиг и другие, а в этом году появилась работа Ру, посвященная экспериментальному изучению развития и, в частности, приводящая результаты первых определенно локализованных экспериментов с уколами на яйцо лягушки (в *Шлезвиг. Гезель. ф. ватерль. Культура*, 15 февраля 1884 г.), а также важные исследования М. Нуссбаума и Грубера (за которыми позже последовали Верворн, Хофер и Бальбиани) о простейших и другие экспериментальные работы" (стр. xi.-xii.).

В 1888 году появилась знаменитая статья У. Ру, [489] в которой он описал, как ему удалось убить с помощью раскаленной иглы один из двух первых бластомеров яйцеклетки лягушки и как из неповрежденной клетки развился полуэмбрион. За несколько лет до этого [490] он высказал, примерно в то же время, что и Вейсман, точку зрения о том, что развитие вызывается качественным разделением зародышевой плазмы, содержащейся в ядре, и что сложный процесс кариокинетического или митотического деления ядра, по существу, приспособлен для этой цели. Он предположил, что развитие протекает путем мозаичного распределения потенциалов между сегментирующими клетками, что, например, первая сегментирующая борозда отделяет материал и потенциалы для правой половины эмбриона от таковых для левой половины. Он пытался экспериментально показать, что первая борозда в яйцеклетке лягушки совпадает с сагиттальной плоскостью эмбриона, [491] и его более поздний успех в получении полуэмбриона из одного из первых двух бластомеров, казалось, окончательно установил "мозаичную теорию".

Эксперимент Ру с иглой вызвал большой интерес, особенно учитывая, что в то время активно обсуждалась теория наследственности Вейсмана. Шабри опубликовал в 1887 году несколько интересных результатов по яйцу асцидии, [492], которые убедительно подтверждают теорию Ру-Вейсмана. Поэтому немалое удивление вызвало заявление Дриша в 1891 году [493] о том, что он получил целых личинок из отдельных бластомеров яйца морского ежа, выделенных на двухклеточной стадии. Он продолжил это в следующем году [493], показав, что целые эмбрионы могут быть получены из одного или нескольких бластомеров, выделенных на стадии четырех клеток. Аналогичные или даже более поразительные результаты были получены Э. Б. Уилсоном на *Amphioxus*, [494] и Зоей на *medusæ*. [495] Дришу также удалось нарушить нормальный ход и порядок сегментации путем сжатия яиц морского ежа между стеклянными пластинами, и все же он получил нормальные эмбрионы. Аналогичные эксперименты с давлением были проведены на лягушке О. Хертвигом, [496] и на *Нереисе* Э. Б. Уилсоном, [497] с аналогичными результатами.

В 1895 году О. Шульце [498] показал, что если яйцеклетку лягушки зажать между двумя пластинками и перевернуть на двухклеточной стадии, то на ней образуются два эмбриона вместо одного. В том же году Т. Х. Морган [499] повторил фундаментальный эксперимент Ру по разрушению одного из двух бластомеров, но сразу после операции перевернул яйцеклетку — в результате получился целый эмбрион половинного размера. Год или два спустя Херлицкая [500] обнаружила, что если первые два бластомера яйца тритона были разделены путем сжатия, образовались два нормальных эмбриона размером более половины нормального.

Главным результатом первых нескольких лет работы по созданию изолированных бластомеров было показать, что теория мозаичности не была строго верной и что гипотеза о качественном разделении ядра в целом опровергалась фактами.

Вскоре накопились доказательства того, что цитоплазма яйцеклетки сыграла важную роль в дифференцировке эмбриона. Несколькими годами ранее Чун сделал открытие, что одиночные бластомеры яйцеклетки гребенофора, выделенные на двухклеточной стадии, дают полуэмбрионы. В основном это было подтверждено Дришем и Морганом в 1896 году, [501] и они сделали еще одно интересное открытие, что такую же дефектную личинку можно получить, удалив из несегментированного яйца большое количество цитоплазмы. Убедительное доказательство важности цитоплазмы было получено вскоре после этого Крэмптоном, [502] который удалил безъядерную "желточную долю" из яйца моллюска *Ильянасса* на двухклеточной стадии и получил личинок, у которых отсутствовал мезобласт. Этот результат был блестяще подтвержден и расширен несколько лет спустя Э. Б. Уилсоном, [503] работая над яйцеклеткой *Dentalium*. Он обнаружил, что если удалить подобную безъядерную "полярную долю" этой формы на стадии двухклеточного развития, образуются неполноценные личинки, у которых отсутствуют посттродохальная область и апикальный орган. Далее он показал, что в несегментированной, но зрелой яйцеклетке можно выделить прелокализованные участки цитоплазмы, которые позже отделяются друг от друга в результате сегментации яйцеклетки. Сегментирующие клетки, на которые таким образом разделены эти цитоплазматические вещества, демонстрируют заметную специфику развития, давая начало, даже будучи изолированными, определенным органам эмбриона. Уилсон пришел к выводу, что цитоплазма яйцеклетки содержит ряд специфических органообразующих веществ, которые имеют определенное топографическое расположение в яйцеклетке. Таким образом, развитие частично обусловлено качественным разделением не ядра, а цитоплазмы. Подтверждающие доказательства существования цитоплазматических органообразующих веществ были предоставлены для нескольких других видов, например, *Patella* (Wilson), *Cynthia* (Conklin), *Cerebratulus* (Зеленый) и *Echinus* (Бовери).

Интересно вспомнить, что еще в 1874 году W. His [504] выдвинул теорию о том, что в бластомере и даже в яйцеклетке существуют прелокализованные области, которые содержат формирующий материал для каждого органа эмбриона и из которых эмбрион развивается в результате простого процесса неравномерного роста.

Экспериментальное изучение формы проводилось во многих других направлениях, помимо экспериментальной эмбриологии. Изучение регенерации и регуляторных процессов привлекло многих исследователей, среди которых можно упомянуть Т. Х. Моргана, К. М. Чайлда и Х. Дриша. В интересной серии работ К. Хербст применил принципы физиологии стимулов к интерпретации развития. [505] Формирующая сила функции изучалась в Германии Ру и его учениками Фулдом,

О. Леви, Шепельманом и другими, в частности Э. Бабаком. Во Франции Ф. Уссей опубликовал [506] важную серию мемуаров, написанных им самим и его учениками по "динамической морфологии", наиболее важными из которых являются его собственные ценные рассуждения о функциональном значении формы у рыб. [507] Принципы его динамической морфологии были впервые изложены в его книге "Форма и жизнь" (1900).

Можно также упомянуть знаменитые эксперименты Леба, Делажа и других по искусственному партеногенезу, хотя их связь с морфологией несколько отдаленна.

Этот период характеризовался также оживленным обсуждением первых принципов, в котором Дриш принимал ведущее участие. Материалистические методы интерпретации были поддержаны, пожалуй, большинством биологов, но витализм нашел мощную поддержку.

[464] Смотрите замечание Каруса, упомянутое на стр. 194 выше.

[465] Roux, *Die Entwicklungsmechanik*, стр. 26, Лейпциг, 1905.

[466] Т. Х. Морган, *Возрождение*, стр. 1, Нью-Йорк и Лондон, 1901.

[467] *Исследования по искусственному производству монстров*, Париж, 1877, и многие более поздние статьи.

[468] *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung*, Leipzig, 1874.

[469] Дж. У. Дженкинсон, *Экспериментальная эмбриология*, стр. 3, Оксфорд, 1909.

[470] "Ueber die Verzweigungen der Blutgefäße des Menschen," *Jen. Zeit.*, xii., 1878.

[471] "Ueber die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe," *Jen. Zeit.*, xiii., 1879.

[472] "Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung. I. Struktur eines hochdifferenzierten bindgewebigen Organes (der Schwanzflosse des Delphin)," *Arch. Anat. Физуол. (Anat. Abt.)* for 1883. II. "Ueber die Selbstregulation der 'morphologischen' Länge der Skeletmuskeln des Menschen," *Jen. Zeit.*, xvi., 1883. III. "Beschreibung ... einer Kniegelenkeknochenankylose," *Arch. Anat. Физуол. (Anat. Abt.)* за 1885 год.

[473] В 1869 и 1877 годах соответственно (Roux, стр. 53, 1905).

[474] *В духе времени. der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo*, Leipzig, 1883.

[475] "Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen," *Pflüger's Archiv*, xxxi., 1883. Также последующие статьи в том же журнале.

[476] Описание классических экспериментов с яйцеклеткой лягушки см. Т. Х. Морган, *Развитие яйцеклетки лягушки*, Нью-Йорк, 1897.

[477] В серии "Руководство по механизму развития эмбриона", опубликованной в различных журналах с 1884 по 1891 год, все они посвящены яйцеклетке лягушки. Также во многих документах в архиве Ф. *Entw. механик.*, начиная с 1895 года.

[478] *Die Entwicklungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft*, Wien, 1890.

[479] Первый том содержит важную *инструкцию* или общее введение.

[480] *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen*, 2 vols., Leipzig, 1895.

[481] "Руководство программой и неводом Вербиркличунг", *A.E.M.*, v., стр. 1-80 и 219-342, 1897. "Ueber die Selbstregulation der Lebewesen," *A.E.M.*, xiii., pp. 610-5, 1902. "Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft," Heft I. of the *Vorträge u. Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen*, Leipzig, 1905. Oppel and Roux, "Ueber die gestaltliche Anpassung der Blutgefäße," Heft x., of the *Vorträge u. Aufsätze*, Leipzig, 1910.

[482] "Ueber d. funkt. Anpassung des Muskelmagens der Gans," *A.E.M.*, xxi., pp. 461-99, 1906.

[483] Точная количественная формулировка *Wirkungsweise* представляет собой закон. Само это слово, пожалуй, удобнее всего перевести как "причинный процесс".

[484] М. Фюрбрингер, возможно, под влиянием Ру, подчеркивал важность с морфологической точки зрения изучения постэмбрионального (функционального) развития, *Unters. z. Morph. u. Syst. der Vögel*, ii., Amsterdam, p. 925, 1888.

[485] Развитие этой идеи см. у Оппеля в Roux-Oppel, 1910.

[486] Ср. спор между Гербертом Спенсером и Вейсманом по вопросу "коадаптации" в "Современном обзоре" за 1893 и 1894 годы. Смотрите также статью Вейсмана в журнале "Дарвин и современная наука", Кембридж, 1909.

[487] То есть длина, которую они занимают при отделении от тела.

[488] "Вильгельм Ру, 60 лет. Geburtstage," *Arch. f. Entw.-Mechanik.*, XXX. *Festschrift für Prof. Ru*, Пт. i, 1910.

[489] Virchow's *Archiv*, cxiv., 1888. Впервые анонсировано в сентябре 1887 года.

[490] *Ueber die Bedeutung der Kernteilungsfiguren*, Leipzig, 1883.

[491] *Бресл. ärtz. Zeitschr.*, 1885.

[492] *Журнал. de l'Anat. et de la Physiologie*, xxiii., 1887.

[493] *Цайц. ф. вусс. Зоол.*, liii., 1891 и 1892.

[494] *Журнал. Морф.*, viii., 1893.

[495] *Arch. f. Ent.-Mech.*, i., 1895; ii., 1896.

[496] *Арх. ф. микр. Anat.*, xliii., 1893.

[497] *Arch. f. Ent.-Mech.*, iii., 1896.

[498] *Арх. ф. лор.-Механик.*, i, 1895.

[499] *Анат. Анз.*, x., 1895.

[500] *Арх. ф. лор.-Механик.*, iv, 1897.

[501] *Arch. f. Ent.-Mech.*, ii., 1896.

[502] *Арх. ф. лор.-Механик.*, iii., 1896.

[503] *Journ. опыт. Зоол.*, i., 1904.

[504] *Unsere Körperform*, стр. 19, Лейпциг, 1874.

[505] *Биолог. Центрлбл.*, xiv., 1894, xv., 1895. *Formative Reize in der thierischen Ontogenese*, Leipzig, 1901.

[506] "Динамическая морфология", № i из *Коллекции динамической морфологии*, Париж, 1911.

[507] "Форма, могущество и стабильность пуассона", № iv из *коллекции*, Париж, 1912.

ГЛАВА XIX

СЭМЮЭЛ БАТЛЕР И ТЕОРИИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ О ПАМЯТИ

Мы подчеркнули установленное Ру различие между двумя стадиями развития — автоматической и функциональной — из-за света, который оно, по-видимому, проливает на филогенетическое отношение формы к функции. Мы также указали на первостепенную роль, которую функция играет в теориях развития и наследственности Ру, и выявили тесное родство, существующее между его теорией и теорией Ламарка. Для Ру, как и для Ламарка, функция создает орган, и только после долгих поколений орган появляется раньше функции.

Случилось так, что примерно в то время, когда начали появляться статьи Ру, Сэмюэлем Батлером была предпринята блестящая попытка возродить и дополнить доктрину Ламаркизма.

Человек исключительной свежести и открытости ума, сочетавший в необычайной степени чрезвычайную интеллектуальную тонкость с детской простотой мировоззрения, Батлер был одной из самых очаровательных фигур 19 века. Он не был профессиональным биологом, и по этой причине большая часть его биологических работ несовершенна. Но он привлек к решению центральных проблем биологии непредвзятый и мощный интеллект, и его отношение к этим проблемам, просто потому, что это отношение образованного непрофессионала, необычайно поучительно.

Он не был хорошо знаком с биологической литературой; похоже, он пришел к основным идеям своей теории жизни и привычек совершенно независимо от Ламарка и только позже осознал, что Ламарк в какой-то мере опередил его. Он очень красиво излагает это в следующем отрывке из своей главной биологической работы "*Жизнь и привычки*" (1877 г. [508]): "Я признаю, что когда я начал писать на свою тему, я не верил в это всерьез. Я увидел на земле как бы камешек с приятным мне блеском; взяв его, я повертел его снова и снова для своего развлечения и обнаружил, что по мере того, как я его рассматривал, он становился все ярче и ярче. В конце концов я был очарован и дал волю самообману. Облик мира изменился; безделушка, которую я случайно подобрал, оказалась бесценным талисманом и открыла дверь, через которую я уловил

проблески странного и интересного превращения. Затем пришел человек, который сказал мне, что камень не мой, но его уронил Ламарк, которому он принадлежал по праву, но который его потерял; на что я сказал, что мне все равно, кто владелец, лишь бы я мог пользоваться им и наслаждаться им. Поэтому теперь, отполировав его со всем искусством и тщательностью, какими мог бы наделить его тот, кто не является ювелиром, я возвращаю его, насколько это в моих силах, его владельцу" (стр. 306). Однако в одной из своих более поздних работ Батлер восполнил свое первое пренебрежение к своим предшественникам, дав, бесспорно, лучшее в английской литературе описание работ Бюффона, Ламарка и Эразма Дарвина — в его книге *"Эволюция, старое и новое"* (1879). Многие из своих фактов он позаимствовал у Чарльза Дарвина, против теории естественного отбора которого он резко выступал, в двух только что упомянутых книгах, а также в *"Бессознательной памяти"* (1880) и *"Удаче или хитрости"* (1887).

Главный тезис Батлера заключается в том, что живые существа являются активными, разумными агентами, лично связанными со всеми своими предками, обладающими интенсивной, но бессознательной памятью обо всем, что делали и страдали их предки, и переходящими по привычке от спонтанности стремления к автоматизму запоминания.

Первопричиной всех изменений в структуре является активная реакция организма на испытываемые им потребности, а незаменимым связующим звеном между внешним миром и самим существом является то самое "чувство потребности", на котором настаивал Ламарк. "Согласно Ламарку, роды и виды эволюционировали, в основном, в результате точно такого же процесса, посредством которого сейчас развиваются человеческие изобретения и цивилизации; и это предполагает, что интеллект, изобретательность, героизм и все элементы романтики должны были играть главную роль в развитии каждой травы и живого существа вокруг нас" (*Жизнь и привычки*, стр. 253). Вариации, несомненно, являются исходным материалом эволюции ". Вопрос заключается в происхождении и характере этих вариаций. Мы говорим, что они в основном зарождаются в существе через осознание его потребностей и варьируются в зависимости от меняющегося окружения, которое вызывает изменение этих потребностей, и через открытие новых желаний у многих существ как следствие удовлетворения старых; они в значительной степени зависят от различий в индивидуальных способностях и темпераменте; они передаются и с течением времени передаются как то, что мы называем наследственными привычками или структурами, хотя на самом деле это всего лишь интенсивные и воплощенные воспоминания о том, как определенным существам нравилось иметь дело с протоплазмой " (стр. 267).

Таким образом, теория Батлера - это, по сути, смелый и просвещенный ламаркизм, дополненный концепцией о том, что наследственность тоже является психологическим процессом той же природы, что и память.

Стремясь провести тесную аналогию между памятью и наследственностью, Батлер исходит из общеизвестного факта, что действия, которые при их первом выполнении требуют сознательного проявления воли и интеллекта, а затем выполняются с трудом и колебаниями, постепенно, благодаря длительной практике, начинают выполняться легко и автоматически, без сознательного проявления интеллекта или воли.

Он пытается показать, что это общий закон — что знания станут интенсивными и совершенными только тогда, когда благодаря длительным упражнениям они станут

автоматическими и бессознательными, - и он применяет эту концепцию к разъяснению развития.

Процессы развития, особенно ранние (первая стадия по Ру), являются автоматическими и бессознательными, и все же подразумевают обладание эмбрионом удивительно совершенным знанием процессов, через которые ему предстоит пройти, и гарантированной силой воли и суждения. Мыслимо ли, говорит Батлер, что эмбрион может делать все эти вещи, не зная, как это делать, и не делая этого раньше? "Скажем так ... что однодневный младенец сосет (что включает в себя весь принцип работы насоса и, следовательно, глубокое практическое знание законов пневматики и гидростатики), переваривает пищу, насыщает кислородом свою кровь (за миллионы лет до того, как сэр Хамфри Дэви открыл кислород), видит и слышит — все самые сложные операции, требующие знания фактов, касающихся оптики и акустики, по сравнению с которыми открытия Ньютона становятся совершенно незначительными? Можем ли мы сказать, что ребенок может выполнять все эти действия одновременно, делая их так хорошо и так регулярно, даже не имея возможности направить на них свое внимание и без ошибок, и в то же время не знает, как это делать, и никогда не делал этого раньше?" (стр. 54). Конечно, нет.

Единственное возможное объяснение заключается в том, что предки эмбриона делали эти вещи так часто, на протяжении стольких миллионов поколений, что знания эмбриона о том, как это делать, стали бессознательными и автоматическими из-за этой вековой практики. Это подразумевает, что существует в самом реальном смысле реальная личная преемственность между эмбрионом и всеми его предками, так что их опыт принадлежит ему, их память тоже принадлежит ему. "Мы должны предположить, что непрерывность жизни и одинаковость между живыми существами, будь то растения или животные, гораздо ближе, чем мы до сих пор полагали; так что опытом одного человека наслаждается не столько его преемник, сколько то, что преемник является *добросовестным*, но частью жизни своего прародителя, пропитанной всеми его воспоминаниями, извлекающей пользу из всего его опыта — который, по сути, является его собственным — и лишь не осознает масштабы своих собственных воспоминаний и опыта из-за их обширности и уже бесконечных повторений" (стр. 50). Это очень наводит на размышления в этой связи, продолжает он — "Я. Что мы *лучше всего осознаем и лучше всего контролируем* такие привычки, как речь, вертикальное положение, искусства и науки, которые являются приобретениями, присущими человеческой расе, всегда приобретаемыми после рождения, и не являются общими для нас самих и для любого предка, который не стал полностью человеком.

"II. Что мы *менее осознаем и имеем меньший контроль* надеждой и питьем, глотанием, дыханием, зрением и слухом, которые были приобретениями наших дочеловеческих предков и для которых мы снабдили себя всеми необходимыми приспособлениями еще до того, как увидели свет, но которые, с геологической точки зрения, появились недавно или сравнительно недавно.

"III. Что мы *больше всего не осознаем и меньше всего контролируем* свое пищеварение и кровообращение, которые принадлежали еще нашим беспозвоночным предкам и которые, с геологической точки зрения, относятся к глубокой древности.... Не кажется ли, что чем древнее и прочнее привычка, тем более бесспорен акт волеизъявления, пока, в случае с древнейшими привычками, практика последующих существований не сформулирует процедуру

таким образом, что, будучи однажды привязанным к такой-то линии за определенной точкой, последующий курс настолько ясен, что не допускает дальнейших сомнений, не допускает альтернативы, пока не исчезнет сама сила вопрошания и даже сознание волеизъявления" (стр. 51-2).

Таким образом, гипотеза о том, что наследственность и развитие обусловлены бессознательной памятью, находит многое подтверждающее ее: "саморазвитие каждой новой жизни в последующих поколениях — различные стадии, через которые она проходит (как может показаться на первый взгляд, без всякой логики или причины), способ, которым она подготавливает структуры высочайшей сложности и изощренности, которые она не использует во время их подготовки, и множество сложных инстинктов, которые она проявляет непосредственно при рождении и даже до него, - все указывает в направлении привычки и памяти, как основы развития". только причины, которые могли бы их породить" (стр. 125). Гипотеза объясняет, например, факт перепросмотра: "Почему эмбрион любого животного должен проходить через такое количество стадий — эмбриологических отсылок к предкам совершенно иного типа? И почему, опять же, зародыши одного и того же вида существ всегда должны проходить одни и те же стадии? Если зародыш любого ныне живущего животного в своем простейшем состоянии является лишь частью личностной идентичности одного из первоначальных зародышей всей жизни вообще, и, следовательно, если любой ныне живущий организм следует рассматривать без придилок как имеющий возраст в миллионы лет и обладающий интенсивной, хотя и бессознательной памятью обо всем, что он делал, достаточно часто, чтобы оставить неизгладимый след; если это так, мы можем прекрасно ответить на вышеуказанные вопросы. Существо проходит через множество промежуточных стадий между своим самым ранним состоянием в виде жизни вообще и своим новейшим развитием по простейшей из всех причин, а именно потому, что это дорога, по которой оно всегда до сих пор шло к своей нынешней дифференциации; это дорога, которую оно знает, и на каждом повороте, вверх или вниз по которой оно направлялось силой обстоятельств и балансом соображений " (стр. 125-6).

Гипотеза объясняет также способ, которым осуществляется упорядоченная последовательность стадий в эмбриогенезе, поскольку мы можем легко понять, что эмбрион не запомнит ни одной стадии, пока не пройдет стадию, непосредственно предшествующую ей. "Каждый этап нормального развития подводит оплодотворенную яйцеклетку к следующему обычному образу действий и напоминает ей о нем, точно так же, как мы, когда читаем хорошо известный отрывок, подводим к каждому последующему предложению предложение, непосредственно предшествующее ему.... Хотя яйцеклетка сразу после оплодотворения обладает всеми воспоминаниями обоих родителей, ни одно из этих воспоминаний не может нормально активизироваться до тех пор, пока и сама яйцеклетка, и ее окружение не станут в достаточной степени такими, какими они соответственно были, когда событие, о котором сейчас следует вспомнить, имело место в последний раз. Тогда память немедленно вернется, и существо поступит так же, как оно поступало в прошлый раз, когда оно было в таком же случае, как и сейчас. Это гарантирует сохранение сходства порядка на всех стадиях развития в последующих поколениях" (стр. 297-8).

Аномальные условия развития заставляют эмбрион останавливаться и колебаться, как будто не зная, что делать, поскольку у него нет наследственного опыта, который мог бы направлять его. Аномалии развития представляют собой попытку эмбриона извлечь максимум пользы из

неожиданной ситуации. Или, как говорит Батлер, "Когда ... с ним происходят события, которые, если бы у него была та память, которую мы ему приписываем, сбили бы с толку эту память, или которые редко или никогда не включались в категорию его воспоминаний, *он действует точно так же, как действует существо, когда его память нарушена или когда от него требуется сделать что-то, чего он никогда раньше не делал*" (стр. 132). "Безусловно, примечательно, что эмбрион никогда не находится в растерянности, если только с ним не случается чего-то такого, чего обычно не случалось с его предками и чего по природе вещей он не может вспомнить" (стр. 132).

Телеологическая концепция органической эволюции Батлера, конечно, была полностью противоположна натуралистическим концепциям, распространенным в его время. В одной из своих более поздних книг он повторяет аргументы Пейли в пользу замысла и отвечает на вопрос: "Где же тогда ваш создатель зверей и птиц, рыб и растений?" он отвечает: "Наш ответ достаточно прост; он заключается в том, что мы можем указать и указываем на живого осязаемого человека с плотью, кровью, глазами, носом, ушами, органами чувств, размерами, который по собственной хитрости, после бесконечных доказательств всевозможных опасностей и экспериментов, разработал схему и сформировал каждый орган человеческого тела. Это тот человек, которого мы называем проектировщиком и изготовителем этого тела, и он единственный из всех остальных лучше всего подходит для этой задачи благодаря своему прошлому и практическому знанию требований данного случая - ибо он сам человек. Не человек, индивид какого-либо данного поколения, но человек во всей полноте своего существования с зарождения жизни и до настоящего момента" (*Эволюция, Старое и новое*, стр. 30, 1879).

Теория жизни и привычек Батлера оставалась лишь наброском, и он, возможно, не до конца осознавал ее философский подтекст. Со времен Батлера глубокие размышления Бергсона придали философии биологии новый оттенок.

Но не исключено, что будущее развитие биологической мысли пойдет по некоторым направлениям, подобным тем, которые он предварительно наметил.

Батлер был не первым, кто предположил, что существует тесная связь между наследственностью и памятью — эта мысль, вероятно, придет в голову любому непредвзятому мыслителю. Первое высказывание об этом, привлечшее всеобщее внимание, содержалось в знаменитой лекции Геринга "О памяти как общей функции организованной материи". [509] Батлер не знал о работе Геринга, когда опубликовал свою книгу "*Жизнь и привычки*", но в "*Бессознательной памяти*" (1880) он полностью отдал должное Герингу как первому первооткрывателю и предоставил замечательный перевод лекции Геринга. Что касается уподобления наследственности памяти, то у Геринга и Батлера много общего, но Геринг не разделял ламаркианских и виталистических взглядов Батлера, предпочитая твердо придерживаться, во всяком случае, для практических целей физиологии, общепринятой теории параллелизма между психическими и физическими процессами. Он был склонен рассматривать память в обычном смысле как функцию мозга, а память в целом - как функцию всей организованной материи. Говоря о психической жизни, он говорит: "Таким образом, причину, которая производит единство всех отдельных феноменов сознания, следует искать в бессознательной жизни. Поскольку мы ничего не знаем об этом, кроме того, что узнаем из наших исследований материи, и поскольку при чисто эмпирическом рассмотрении материя и

бессознательное должны рассматриваться как тождественные, физиолог может справедливо определить память в более широком смысле как способность мозга, результаты которой в значительной степени принадлежат как сознанию, так и бессознательному". [510] Взгляды Геринга были поддержаны Геккелем. [511]

В 1893 году американец Х. Ф. Опп, [512] попытался разработать теорию развития и наследственности, основанную на фундаментальной идее, "что свойство, лежащее в основе телесного развития организмов, является тем же самым свойством, которое мы признаем в качестве основы психической активности и психического развития". Он также пытался объяснить повторение филогенеза онтогенезом как следствие привычки.

Неоламаркистская школа американских палеонтологов также симпатизировала идее памяти, и, возможно, наиболее четко это выразил Коуп. [513]

В 1904 году появилась работа на эту тему, привлекавшая наибольшее внимание, — Р. Мнema Смерти. [514] Это была тщательно продуманная трактовка вопроса с материалистической точки зрения, основное допущение теории Семона состоит в том, что воздействие стимула на организм оставляет более или менее постоянный материальный след или "энграмму" такой природы, чтобы модифицировать последующее действие организма.

Применительно к объяснению наследственности и развития теория Семона во многом совпадает с теорией Вейсмана, где детерминанты заменены энграммами, но у нее есть большое преимущество, заключающееся в том, что она допускает передачу приобретенных признаков. Применение концепции стимула ценно и наводит на размышления, но нам кажется, что теория наследственности с памятью может быть должным образом использована только путем принятия откровенно ламаркистской и виталистической точки зрения, и с этой точкой зрения Семон явно борется. Как указывает Уорд [515] в своей поучительной лекции о наследственности и памяти, "Записи или меморандумы сами по себе не являются памятью, поскольку они предполагают ее. Они могут состоять из физических следов, но память, даже когда ее называют "бессознательной", предполагает разум; ибо, как мы видели, автоматический характер, подразумеваемый этим термином "бессознательный", предполагает предшествующий опыт.... Таким образом, мнемическая теория, если она должна чего-то стоить, как мне кажется, требует не просто физических записей или "инграмм", но живого опыта или традиции. Мнемическая теория сработает для тех, кто может принять монадистскую или панпсихистскую интерпретацию существ, составляющих мир, кто верит вместе со Спинозой и Лейбницем, что "все индивидуальные вещи одушевлены, хотя и в разной степени"" (стр. 55-6).

Возможно, лучшая и наиболее оригинальная трактовка памяти и наследственности с физической точки зрения предложена Э. Риньяно в его книге "О передаче приобретенных навыков". [516] Риньяно стремится построить физико-химическую "модель", которая объяснит как наследственность, так и память.

Его система, более прочно основанная на фактах экспериментальной эмбриологии, чем система Семона, постулирует существование "специфических нервных аккумуляторов". Основная выдвинутая гипотеза состоит в том, что каждый функциональный стимул преобразуется в специфическую жизненную энергию и откладывает в ядре клетки специфическое вещество, способное разряжать в обратном направлении нервный ток, который его сформировал, как только динамическое равновесие организма восстанавливается до

состояния, в котором оно было, когда на него воздействовал первоначальный стимул. Эти специфические ядерные вещества, разные для каждой клетки, накапливаются также в ядрах зародышевого вещества, образуя то, что Риньяно называет центральной зоной развития. Иными словами, каждая функциональная адаптация незначительно изменяет динамическое равновесие организма, и это изменение в системе распределения нервных токов приводит к отложению в центральной зоне развития нового специфического вещества. В развитии следующего индивидуума этот новый специфический элемент вступает в действие и воспроизводит нервный ток, который его сформировал, как только организм достигает тех же условий динамического равновесия, что и при воздействии стимула на родительский организм.

Таким образом, развитие можно рассматривать как состоящее из ряда стадий, на каждой из которых автоматически вступают в действие новые специфические элементы и ведут эмбрион от этой стадии к последующей. Согласно этой теории Риньяно, зародышевую субстанцию следует рассматривать как состоящую из большого количества специфических элементов, первоначально образующихся в результате каждой новой функциональной адаптации, но теперь составляющих часть наследственного оборудования.

Теория представляет собой шаг вперед по сравнению с более статичными концепциями Семона. Она во многом обязана влиянию Ру.

В этой стране мнемические теории отстаивали, в частности, М. Хартог [517] и сэр Фрэнсис Дарвин. [518]

[508] Цитаты взяты из переиздания 1910 года, Лондон, Файфилд.

[509] *Ueber das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie*, Wien, 1870.

[510] Англ. перевод, Э. Геринг, *Память*, стр. 9, Чикаго и Лондон, 1913.

[511] *Перигенез пластидулей*, Йена, 1875.

[512] *Теория развития и наследственности*, Нью-Йорк, 1893.

[513] *Первичные факторы органической эволюции*, Чикаго, 1896.

[514] *Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens*, Leipzig, 1904; 2nd ed., 1908.

[515] *Наследственность и память*, Кембридж, 1913.

[516] Париж, 1906. Также на итальянском и немецком. Английский перевод. Б. К. Х. Харви, Чикаго, 1911.

[517] См. *Проблемы жизни и размножения*, Лондон, 1913.

[518] *Обращение президента к Британской ассоциации*, 1908.

ГЛАВА XX

КЛАССИЧЕСКАЯ ТРАДИЦИЯ В СОВРЕМЕННОЙ МОРФОЛОГИИ

Общеизвестно, что написать историю современных движений с чисто объективной точки зрения - задача невыполнимая. Тем, кто плывет по течению, трудно понять, куда их несет течение: тенденции настоящего станут ясны только лет через двадцать в будущем.

Поэтому я предлагаю в этой заключительной главе остановиться только на определенных характеристиках современных работ по проблемам формы, которые, как мне кажется, непосредственно вытекают из более старой классической традиции Кювье и фон Бэра.

Настоящее время, по сути, является переходным. В отношении основных принципов биологии царит полная неопределенность. Многие из нас думают, что материалистический и симплицистский метод доказал свою полную несостоятельность и что пришло время действовать в совершенно иных направлениях. В настоящее время трудно понять, в каком именно направлении будет развиваться новая биология, было заложено так много расходящихся начал — материалистический витализм Дриша, глубокий интуитивизм Бергсона, психологическая биология Дельпино, Франсе, Поли, А. Вагнера и У. Маккензи. Но если какому-либо из них суждено задать будущее направление биологии, то они лишь в какой-то мере вернут биологию к ее доматериалистической традиции, традиции Аристотеля, Кювье, фон Бэра и Й. Мюллера. Вполне возможно, что непримиримый материализм 19 века — всего лишь эпизод, скорее, отклонение от нормы в истории биологии - отклонение, вызванное чрезмерно быстрым развитием материалистической и роскошной цивилизации, в которой материальные средства человека опережали его умственный и моральный рост.

Два направления кажутся важными в морфологии последнего десятилетия или около того 19 века — во-первых, экспериментальное изучение формы и, во-вторых, критика концепций или предрассудков эволюционной морфологии.

Этот период характеризовался также большим интересом к цитологии, вызванным пионерской работой Хертвига, ван Бенедена и других о поведении ядер при оплодотворении и созревании. [519] Это направление работы приобрело дополнительную важность в связи с современными исследованиями и спекуляциями о природе наследственной передачи, и в совсем недавние годы оно получило дополнительный стимул в результате повторного открытия менделевской наследственности. Однако его важность, по-видимому, заключается скорее в его возможной связи с проблемами наследственности, чем в каком-либо значении, которое он может иметь для проблем формы. Более значительным является бунт против клеточной теории, начатый Седжвиком [520] и Уитменом, [521] на том основании, что организм представляет собой нечто большее, чем совокупность дискретных, эгоцентричных ячеек.

Экспериментальная работа над причинами возникновения и восстановления формы вдохнула новую жизнь в морфологию. Это открыло людям глаза на тот факт, что развивающийся организм в значительной степени является живым, активным, отзывчивым существом, вполне способным при необходимости свернуть с проторенной колеи нормального развития, по которой его предки следовали на протяжении бесчисленных поколений, чтобы встретить чрезвычайные ситуации немедленной и целенаправленной реакцией. Именно случаи такого рода, случаи активной регуляции развития и регенерации, привели к тому, что такие люди, как

Дж. Вольф и Х. Дриш сбросили оковы догматического дарвинизма и смело выступили в защиту витализма и телеологии.

Известен случай регенерации хрусталика у амфибий из края радужной оболочки — совершенно новый способ зарождения, не встречающийся в онтогенезе. Этот факт, по-видимому, был впервые обнаружен Колуччи в 1891 году и независимо Г. Вольфом в 1895 году. [522] Позже эксперимент был повторен и подтвержден Фишелем и другими сотрудниками. Вольф сделал из этого и других фактов вывод, что организм обладает способностью к "первичной целесообразности", которая не могла возникнуть в результате естественного отбора. [523] И, как хорошо известно, Дриш вывел один из своих самых веских аргументов в пользу витализма из необычайных регенеративных процессов, продемонстрированных *Tubularia* и *Clavellina*, в ходе которых организм фактически разрушает и восстанавливает часть или всю свою структуру. Но под влиянием физиологов, таких как Леб, многие рабочие твердо придерживались материалистических методов и концепций.

Огромное разнообразие регуляторных реакций, на которые оказался способен организм, сделало для морфолога очень трудным придерживаться обобщений, которые он вывел из фактов нормального ненарушенного развития. Теория зародышевого слоя была признана неадекватной новым фактам, и многие вернулись к более старому критерию гомологии, основанному на предназначении, а не на происхождении. Общепринятое мнение состояло в том, чтобы отвергнуть онтогенетический критерий гомологии и отказать зародышевым листкам в какой-либо морфологической или филогенетической ценности. [524]

Биогенетический закон становился все более и более немилостивым по мере того, как развивающийся организм все больше и больше проявлял себя способным сбросить мертвый груз прошлого и добиваться своего собственного спасения оригинальными и индивидуальными методами. [525] А. Джард, в частности, привлек внимание к замечательной группе фактов, которые показали, что эмбрионы или личинки одного и того же или близкородственных видов могут развиваться самыми разными способами в зависимости от условий, в которых они оказались. [526] Его классическим случаем "пицилогении" была креветка *Palæmonetes varians*, пресноводная форма которой развивается совершенно иначе, чем соленоводная.

Экспериментаторы действительно были склонны не принимать во внимание закон, полностью игнорируя исторический элемент в развитии, и это, возможно, было главной слабостью неовиталистических систем, которые взяли свое начало в этой экспериментальной работе.

Также и со стороны описательной морфологии биогенетический закон подвергся критическому пересмотру. Это изучалось как факт эмбриологии и без филогенетической предвзятости такими людьми, как Оппель, Кейбель, Менерт, О. Хертвиг и Виаллетон, [527] и они пришли к его критической оценке, очень похожей на оценку фон Бэра.

Теоретические возражения против биогенетического закона время от времени выдвигались многими эмбриологами, но положительная проверка его путем сравнения эмбрионов в отношении степени развития их различных органов начинается с работы Оппеля 1891 года. [528] Он изучил большое количество эмбрионов разных видов на разных стадиях их развития и определил относительное время появления основных органов и их относительный размер. Его результаты обобщены в табличной форме и относятся ко всем наиболее важным органам. Это привело его к тому, что он приписал определенную значимость биогенетическому закону, но

особое внимание он обратил на очень значительные аномалии во времени появления, которые проявляются во многих органах, аномалии, которые Геккель классифицировал под названием гетерохроний.

Основные выводы Оппеля были следующими: "На стадиях развития различных позвоночных обнаружены "сходные онтогенетические ряды", то есть позвоночные демонстрируют на определенных стадиях сходство друг с другом в степени развития различных органов. Ранние стадии похожи друг на друга, так же похожи и более поздние стадии; эквивалентные стадии близкородственных видов похожи друг на друга, а более старые стадии низших животных напоминают более молодые стадии высших животных; молодые стадии больше похожи, чем старые стадии.... Различия, которые демонстрируют эти сходные серии (по этой причине их нельзя рассматривать как идентичные), могут быть обозначены как временные нарушения в степени развития отдельных органов или органных систем. В некоторых органах наблюдаются очень значительные височные смещения, в других - умеренные, в третьих - опять же незначительные. Среди стадий развития различных высших животных можно найти такие, которые соответствуют предковым формам, а также низшим типам, которые напоминают эти предковые формы. На основе приведенных здесь табличных данных в онтогенезе амниот можно с уверенностью выделить прорыбную стадию, стадию рыбы, стадию наземного животного, стадию проамниоты, а за ними следует стадия полностью развитой рептилии, птицы или млекопитающего ". [529]

Методы Оппеля были использованы Кейбелем [530] в его исследованиях развития свиней, которые послужили моделью для хорошо известной серии *нормативных документов* об онтогенезе позвоночных, которые были выпущены в последующие годы под редакцией Кейбеля. Кейбель был более критичен к биогенетическому закону, чем Оппель, и он считал, что предковые стадии, выделенные Оппелем, не могут быть установлены удовлетворительно. Он предложил интересное объяснение гетерохронии в развитии, согласно которому преждевременное или заторможенное появление органов в онтогенезе находится в тесной связи со временем их вступления в функциональную активность. Таким образом, у многих млекопитающих мезодермальная часть аллантоиса часто появляется задолго до энтодермальной части, хотя она филогенетически старше. Кейбель объясняет это тем фактом, что энтодермальная часть практически не функционирует. "Можно прямо утверждать, - пишет он, - что время появления органа в значительной степени зависит от времени, когда он должен приступить к функциональной деятельности. Этот момент, естественно, зависит от внешних условий. У высших позвоночных, млекопитающих, следы филогении, проявляющиеся в онтогенезе, в значительной степени стираются вследствие адаптации онтогенеза к внешним условиям и вследствие модификаций, которые зародыши более высокоорганизованных животных обязательно проявляют с самого начала по сравнению с зародышами, не достигшими такого высокого уровня развития" (стр. 754, 1897).

Исследование индивидуальных различий во времени появления органов у эмбрионов одного и того же вида было проведено с интересными результатами Бонне, [531] Менерт, [532] и Фишель. [533] Фишель обнаружил, что вариабельность была наибольшей среди более молодых эмбрионов и постепенно снижалась на более поздних стадиях. Подобно фон Бэру (*выше*, стр. 114), он пришел к выводу, что во время развития действуют регуляторные процессы, которые возвращают различные органы к нормальному состоянию и позволяют им играть свою роль в качестве взаимосвязанных членов функционального целого.

Важные теоретические взгляды были развиты Менертом [534] в серии публикаций, появившихся с 1891 по 1898 год. Как и Кейбел, Менерт подчеркивал важность функции в определении позднего или раннего появления органов, но он понимал, что влияние функции должно проявляться не только в онтогенезе, но и на протяжении всего филогенеза по причине передачи потомкам результатов функционирования в индивидуальной жизни.

В своей статье 1897 года Менерт подробно описывает результаты обширного исследования развития конечностей у всех видов амниот. Он обнаружил, что во всех случаях образуется пятипалый рудимент, даже у тех форм, у которых лишь некоторые элементы кисти или стопы достигают полного развития. Но в то время как у форм с нормально развитой рукой, *например, у черепахи и человека*, все пальцы развиваются и дифференцируются примерно с одинаковой скоростью, у форм, у которых у взрослого человека редуцированные пальцы, *например, у страуса и свиньи*, эти рудиментарные пальцы подвергаются очень медленной и неполной дифференцировке, в то время как другие развиваются быстро и полностью. Он проводит общее различие между органами, которые являются филогенетически прогрессивными, и такими, которые являются филогенетически регрессивными, и стремится доказать, что прогрессивные органы демонстрируют онтогенетическое ускорение, а регрессивные - замедление. [535] Ускорение или замедление влияет не только на массовый рост органов, но и на их гистологическую дифференцировку.

Очевидно, что между прогрессированием и функционированием, а также между регрессией и функциональной атрофией существует тесная связь. Хорошо известно, что потеря функции является одной из главных причин дегенерации органов в индивидуальной жизни, и, с другой стороны, как указывал Ру, всем постэмбриональным развитием управляет функционирование. Таким образом, в долгосрочной перспективе функционирование приводит к филогенетическому прогрессированию, отсутствие функциональной активности вызывает филогенетический регресс. Это достигается за счет передачи приобретенных функциональных характеристик, передачи, которая, по мнению Менерта, является необычайно точной и полной.

В целом Менерт придерживается функциональной точки зрения Кювье, фон Бэра и Ру. Его взвешенное суждение о филогенетической ценности биогенетического закона во многом напоминает суждение фон Бэра, поскольку он допускает повторение только в отношении отдельных органов, а не в отношении организма в целом. Однако он гораздо больше симпатизирует закону, чем Кейбел или Оппель, хотя и согласен с тем, что его нельзя использовать для создания родовых деревьев. Но он придает ему как факту развития значительную важность. Следующий отрывок хорошо отражает его точку зрения относительно сферы действия закона. "Биогенетический закон не был поколеблен нападками его противников. По-прежнему верно утверждение, что индивидуальный органогенез зависит исключительно от филогенеза. Но мы не должны ожидать, что все стадии развития отдельных органов, которые сосуществовали у любого члена филогенетического ряда, проявятся *одновременно* в индивидуальном онтогенезе потомков, потому что каждый орган обладает своей собственной специфической скоростью развития. Таким образом, естественным образом получается, что органы, которые быстро дифференцируются, как, например, мозговая трубка, как правило, доминируют в более ранние периоды онтогенеза, чем органы передвижения. По той же причине полушария головного мозга человека в молодости почти такие же большие, как и в зрелости. Картина, которую дает эмбрион, не является повторением в деталях одной и той же филогенетической стадии; она состоит скорее из

совокупности органов, некоторые из которых находятся на филетически ранней стадии развития, в то время как другие находятся на филетически более древней стадии ". [536]

Другая линия атаки была принята О. Хертвигом в серии статей, которые также содержат, возможно, наилучшую критическую оценку современного положения и ценности описательной морфологии. [537]

От внимания многих предыдущих наблюдателей не ускользнуло, что довольно ранние эмбрионы нередко проявляют специфические признаки еще до того, как развиваются признаки, присущие их классу, порядку и роду, что прямо противоречит закону фон Бэра. Так, Л. Агассис [538] заметил в 1859 году, что специфические характеристики часто развиваются преждевременно. "Щелкающая черепаха, например, демонстрирует свою маленькую крестообразную грудину, свой длинный хвост, свои свирепые повадки еще до того, как она покидает яйцо, до того, как она дышит через легкие, до того, как ее дерма окостеневает, образуя костный щит, и т.д.; Более того, она хватается своими разинутыми челюстями за все, что приближается, когда она все еще окружена амнионом и аллантоисом, а ее желток все еще превышает по объему все ее тело" (стр. 269).

Вильгельм Хис, [539] в ходе острой и разрушительной критики биогенетического закона, изложенного Геккелем, ясно показал, что при тщательном исследовании можно с уверенностью отличить друг от друга самые ранние эмбрионы целого ряда позвоночных. "Идентичности во внешней форме различных эмбрионов животных, несмотря на распространенное утверждение об обратном, не существует. Даже на ранних стадиях своего развития эмбрионы обладают признаками своего класса и отряда, более того, мы едва ли можем сомневаться в том, что они являются видовыми и половыми, и даже их индивидуальными характеристиками" (201).

Эта специфичность эмбрионов была подтверждена с еще большей уверенностью Седжвиком в статье, критикующей закон фон Бэра. [540] Он писал: "Если закон В. Бэра вообще имеет какое-либо значение, то, несомненно, он должен подразумевать, что животные, столь тесно связанные, как домашняя птица и утка, были бы неразличимы на ранних стадиях развития; и что у двух видов, настолько близких, что я долго сомневался, были ли они отдельными видами, а именно, у *Peripatus capensis* и *Бальфури*, было бы бесполезно искать эмбриональные различия; тем не менее, я могу отличить эмбрион домашней птицы и утки на второй день при осмотре единственного поперечного разрез по стволу, и именно эмбриональные различия между перипатусами привели меня к тому, что я без колебаний выделил два отдельных вида.... Мне нужно только сказать ... что вид отличается от своих сородичей с самых ранних стадий на протяжении всего развития, хотя эти эмбриональные различия не обязательно затрагивают те же органы, что и различия у взрослых особей" (стр. 39).

Хертвиг интерпретирует этот факт специфической отличительности близкородственных эмбрионов в свете преформистской концепции наследственности. Согласно этой точке зрения, вся организация взрослого организма представлена в структуре зародышевой плазмы, содержащейся в оплодотворенной яйцеклетке, из чего следует, что яйцеклетки двух разных видов, а также их эмбрионы на каждой стадии развития должны так же отличаться друг от друга, как и сами взрослые особи, даже если различия могут быть не столь очевидны. Если это так, то в онтогенезе не может быть реального повторения филогенеза расы, поскольку яйцеклетка представляет собой не первый термин в филогенезе, а последний. Яйцеклетка- это организм в

неразвитом состоянии; она имеет гораздо более сложную структуру, чем была у первичной клетки, из которой произошла ее раса, и ее никоим образом нельзя считать эквивалентом этой клетки-предка.

Хертвиг ярко выражает это, когда говорит, что "куриное яйцо не более эквивалентно первому звену в филогенетической цепи, чем сама курица" (стр. 160, 1906, b).

Если онтогенез не является повторением филогенеза, то почему ранние эмбриональные стадии так похожи даже у животных с совершенно разной организацией? Ответ Хертвига на этот вопрос очень интересен. Он придерживается мнения, что многие процессы, характеризующие раннее эмбриональное развитие, являются средствами, обязательно применяемыми для достижения определенных целей. Таковы процессы сегментации, формирования бластулы, клеточных слоев, мозговых складок, где нервная система представляет собой замкнутую трубку, формирование хорды как необходимого условия развития позвоночного столба и так далее. "Рассматривая с этой точки зрения, нас не может удивить, что у всех типов животных самые ранние эмбриональные процессы протекают сходным образом, так что мы наблюдаем возникновение как у позвоночных, так и у беспозвоночных процесса сегментации, стадии морулы, бластулы и гаструлы. Если теперь эти процессы развития не зависят от случая, а, напротив, коренятся в природе самой животной клетки, у нас нет оснований делать вывод из повторения сходных процессов сегментации, морулы, бластулы и гаструлы во всех классах животного царства, об общем происхождении всех животных от одной бластулуподобной или гаструлуподобной наследственной формы. Скорее, мы признаем в последовательных ранних стадиях развития животных только проявление особых законов, по которым происходит формирование животных форм (в отличие от растительных)" (стр. 178, 1906, b).

"Основная причина, по которой определенные стадии повторяются в онтогенезе с таким постоянством и всегда по существу одним и тем же способом, заключается в том, что они обеспечивают при любых обстоятельствах необходимые предпосылки, благодаря которым только и могут быть реализованы более поздние и высшие стадии онтогенеза. Одноклеточный организм по самой своей природе может трансформироваться в многоклеточный организм только методом клеточного деления. Следовательно, у всех многоклеточных онтогенез должен начинаться с процесса сегментации, и аналогичное утверждение можно было бы сделать в отношении всех более поздних стадий" (стр. 57, 1906, a).

Следовательно, сходство в раннем развитии не является доказательством общего происхождения, и точно так же сходство взрослых животных, подпадающее под концепции гомологии и единства плана, не обязательно обусловлено общностью происхождения, но также может быть вызвано сходством или идентичностью законов, управляющих эволюцией этих животных. Следовательно, в отсутствие положительных свидетельств относительно действительных линий происхождения (которые могут быть получены только из палеонтологии) гомологическое сходство не может рассматриваться как доказательство кровного родства, поскольку гомология - более широкое понятие, чем гомогенность. Единственным достоверным определением гомологии является то, которое было принято в доэволюционные времена, когда гомологичными считались те органы, "которые до определенного момента совпадают по структуре и составу, по положению, компоновке и отношению к соседним органам и, соответственно, обладают идентичными функциями и назначениями в организме" (стр. 151, 1906, b).

Таким образом, концепция гомологии имеет ценность, совершенно независимую от любой эволюционной интерпретации, которая может быть к ней присоединена. "Гомология - это ментальная концепция, полученная путем сравнения, которая при любых обстоятельствах сохраняет свою значимость, независимо от того, находит ли гомология свое объяснение в общем происхождении или в общих законах, управляющих органическим развитием" (стр. 151, 1906, b). Как давным-давно отметил А. Браун, "Не происхождение решает вопросы морфологии, а, напротив, морфология должна решать вопрос о возможности происхождения". [541]

Одним словом, Хертвиг возвращается к доэволюционной концепции гомологии. "Мы видим в гомологии, - пишет он, - только выражение закономерностей (*Gesetzmässigkeiten*) в организации животных, демонстрирующих это, и мы рассматриваем вопрос, насколько эта гомология может быть объяснена общим происхождением и насколько другими принципами, как пока открытый, требующий для своего решения исследований, специально направленных на его выяснение" (стр. 179, 1906, b).

Полагая, что из фактов сравнительной анатомии и эмбриологии нельзя сделать никаких определенных выводов относительно вероятных линий происхождения животного царства, Хертвиг придает очень мало значения филогенетическим спекуляциям. Он признает, что вполне вероятно, что архетип класса представляет в общем виде наследственную форму, но это, по его мнению, не дает нам права предполагать, что такие обобщенные типы когда-либо существовали и дали начало современным формам. "Неправомерно представлять себе предковые формы более высокоорганизованных животных в облике низших животных наших дней — и это именно то, что мы делаем, когда говорим о *Proselachia*, *Proamphibia* и *Proreptilia*" (стр. 155, 1906, b).

Он отвергает на тех же общих основаниях эволюционную догму монофилетического или почти монофилетического происхождения и признает вместе с Келликером, фон Бэром, Вигандом, Негели и другими, что эволюция вполне могла начинаться много раз и из множества разных первичных клеток.

Действительно, существует большое сходство между взглядами, развитыми О. Хертвигом, и взглядами более старых критиков дарвинизма — фон Бэра, Келликера, Виганда, Э. фон Гартмана и других. Это правда, что философская точка зрения в целом иная, поскольку, хотя многие из того старшего поколения были виталистами, Хертвиг принадлежит к механистической школе.

Но и Хертвиг, и старшая школа согласны в указании на *apetito principii*, связанный с предположением, что архетип представляет собой наследственную форму; оба отвергают симплицистскую концепцию монофилетической эволюции (которую можно сравнить с идеей трансценденталистов о "едином животном"); оба допускают возможность того, что эволюция происходила по многим отдельным и параллельным линиям, и объясняют соответствия, демонстрируемые этими отдельными линиями, сходством внутренних законов эволюции; наконец, оба подчеркивают тот факт, что мы ничего не знаем о действительной эволюции. ход эволюции, за исключением немногих указаний, которые дает палеонтология, и обе настаивают на уникальной важности палеонтологических свидетельств. [542]

Любопытной, но очень типичной характеристикой эволюционной морфологии было то, что ее приверженцы уделяли очень мало внимания положительным свидетельствам, накопленным

палеонтологами, [543] но заперлись в своей башне из слоновой кости и продолжили свою работу по построению идеальных генеалогий. Возможно, для их душевного спокойствия было к счастью, что они мало знали о достижениях палеонтологии, поскольку свидетельства, полученные в результате изучения ископаемых останков, были явно неблагоприятны для разработанных ими прекрасных схем.

Как отмечали Ноймайр, Циттель, Депере, Штайнманн и другие, палеонтологические данные на удивление мало подтверждают идеальные генеалогии, разработанные морфологами. Существует, например, поразительное отсутствие переходных форм между большими классификационными группами. Известно несколько видов, которые немного приближаются к преодолению пробелов — например, знаменитый *археоптерикс*, — но они не всегда отражают фактические филогенетические связи. Наблюдается почти полное отсутствие архетипических наследственных форм, которые постулируются эволюционной морфологией. Амфибии явно не развиваются из архетипических проэмфибий, равно как и млекопитающие не происходят от единого обобщенного проламманийского типа. Немногие из гипотетических предковых типов, воображаемых Геккелем, когда-либо были найдены в виде окаменелостей. Крупные классификационные группы почти так же различимы в ранних слоях, содержащих окаменелости, как и в наши дни. Как говорит Депере в своей замечательной книге, [544] в ходе изложения зрелых взглядов великого Карла фон Циттеля, "Мы не можем забывать, что существует огромное количество организмов, которые не связаны никакими промежуточными звеньями, и что отношения между крупными подразделениями животного и растительного царств гораздо менее тесные, чем требует теория [эволюции]. Даже археоптерикс, открытие которого произвело столько шума и, по-видимому, установило генетическую связь между такими различными классами, как Птицы и Рептилии, лишь несовершенно заполняет пробел и не указывает точку раздвоения этих двух классов. Между амфибиями и рептилиями отсутствуют промежуточные звенья. Млекопитающие тоже занимают изолированное положение, и ни один зоолог не может отрицать, что они четко отделены от других позвоночных; действительно, определено не известно ни одного ископаемого млекопитающего, которое было бы ближе к низшим позвоночным, чем орниторинх в наши дни" (стр. 115).

Чтобы провести параллель с беспозвоночными, Б. Б. Вудворд, [545] после обсуждения филогении моллюсков, разработанной морфологами, и сравнения ее с вероятным фактическим ходом эволюции группы, о чем свидетельствуют ископаемые раковины, подводит следующий итог: "Пробелы в наших знаниях о взаимоотношениях представителей однако различные семейства и отряды моллюсков незначительны по сравнению с пробелом, вызванным полным отсутствием в палеонтологической истории каких—либо намеков на переходные формы между самими классами или между моллюсками и их ближайшими союзниками. Этот пробел не ограничивается типом моллюсков; он одинаков для всех ветвей животного царства. Есть косвенные свидетельства того, что переходные формы должны были существовать, но фактических доказательств нет вообще. Все классы моллюсков кажутся как бы полностью сформировавшимися. До сих пор не было обнаружено ни одной формы, о которой можно было бы сказать, что она каким-либо образом приближается к предполагаемому прорипидоглоссатному моллюску, а тем более к той, которая объединяет все классы" (стр. 79).

В том же направлении, что и отсутствие переходных форм, указывает неоспоримый факт, что все большие группы животных появляются со всеми их типичными признаками в очень раннюю геологическую эпоху. Таким образом, в силурийскую эпоху уже сложилась очень богатая фауна,

и найдены представители всех основных групп беспозвоночных — губок, кораллов, колоний гидроидов, пяти видов иглокожих, мшанок, плеченогих, червей, многих видов моллюсков и членистоногих. Из позвоночных присутствуют по крайней мере два вида рыб — ганоиды и эласмобранксы. В самых ранних ископаемых породах докембрийской формации обнаружены остатки моллюсков, трилобитов и гигантостракообразных, подобных тем, которые процветали в кембрийские и силурийские времена.

Вклад палеонтологии в решение проблем происхождения, поставленных морфологией, однако, не весь носит этот негативный характер. Закон перепросмотра в некоторых хорошо контролируемых случаях триумфально подтвержден палеонтологией. Таким образом, Хайатт и другие обнаружили, что у аммонитов первые сформированные витки раковины часто воспроизводят признаки, принадлежащие типам, которые, как известно, являются предковыми, и, более того, они продемонстрировали реальное возникновение явления, известного как ускорение или тахигенез, часто постулируемого спекулятивными морфологами. [546] Это универсальная тенденция, проявляемая эмбрионами к воспроизведению признаков своих предков на все более ранних стадиях своего развития.

Наиболее ценный вклад палеонтологов в морфологию и теорию эволюции возник благодаря тщательному и методичному изучению фактической последовательности ископаемых форм, примером чего являются ограниченные, но богато представленные группы. Классическими примерами были исследования Hilgendorf [547] по эволюции *Planorbis multiformis* в озерных отложениях Штайнхайма, Ваагена [548] о филогении *Ammonites subradiatus* в работе Ноймайра и Пола [549] о палудине (живородящей).

Эти исследования продемонстрировали, что стало возможным шаг за шагом проследить в нижележащих слоях фактическую эволюцию ископаемых видов и установить фактический "филетический ряд".

Чтобы привести пример из числа позвоночных, Депере показал (*цитата*, стр. 184-9), что европейские хоботные, принадлежащие к трем различным типам слонов, мастодонтов и динотерий, эволюционировали с эпохи олигоцена по пяти различным, но непрерывным линиям. Запас динотерийцев в начале миоцена представлен относительно мелкой формой *D. cuvieri*; на протяжении миоцена он постепенно меняется на *D. laevius*, *D. giganteum* и *D. gigantissimum*. Среди мастодонтов можно выделить два совершенно различных филетических ряда: первый начинается с *Palæomastodon beaudanti* олигоцена и эволюционирует между миоценом и плиоценом в *Mastodon arvernensis*, после прохождения форм *M. angustidens* и *M. longirostris*, второй начинается с *M. turicensis* Нижнего миоцена и эволюционирует через *M. borsoni* в *M. americanus* четвертичного периода. Филетический ряд настоящих европейских слонов относительно короток и восходит только к четвертичному периоду, *Elephas antiquus* дает начало индийскому слону, *E. priscus* - африканскому.

Тщательное изучение филетических рядов выявило важный факт, что эти линии происхождения, как правило, проходят в течение длительных промежутков времени параллельно друг другу и отличаются друг от друга, не соединяя формы. Это наглядно проиллюстрировано на примере хоботных, и можно было бы привести множество других примеров. Почти все богатые роды полифилетичны в том смысле, что составляющие их виды эволюционируют по отдельным и параллельным линиям происхождения. [550] "Такие великие роды, как род *Hoplites* среди аммонитов, род *Cerithium* среди брюхоногих моллюсков, род

Pecten или род *Trigonia* среди пластинчатожаберных, каждый из которых включает, возможно, более двадцати независимых филетических серий" (Depéret, стр. 200).

Вариации по филетическим линиям постепенны [551] и детерминированы, и, по-видимому, подчиняются определенным законам. Самые ранние представители филетического ряда обычно невелики по размеру и недифференцированы по структуре, в то время как более поздние представители демонстрируют прогрессивное увеличение размеров и сложности. Быстрое вымирание часто наступает вскоре после того, как линия достигла максимума своей дифференцировки.

Общая картина эволюции животного царства, которую дает нам палеонтология, соответственно, представляет собой картину огромного числа филетических линий, которые развиваются параллельно друг другу и не сливаются в течение более или менее продолжительных периодов геологической эпохи. "Каждая из этих линий рано или поздно достигает кульминации в мутациях огромного размера и высокоспециализированных признаках, которые вымирают и не оставляют потомков. Когда одна линия исчезает в результате вымирания, она, так сказать, передает факел другой линии, которая до сих пор развивалась медленнее, и эта линия, в свою очередь, проходит фазы зрелости и старости, которые неизбежно ведут ее к гибели. Современные виды и роды принадлежат к линиям, которые не достигли старческой фазы; но можно предположить, что некоторые из них, например, слоны, киты и страусы, приближаются к этой заключительной фазе своего существования" (Депере, стр. 249).

Один из парадоксов биологической истории заключается в том, что палеонтологи всегда придавали большее значение функциональной стороне живых существ, чем морфологи, и, как следствие, проявляли гораздо больше симпатии к ламарковской теории эволюции. В частности, американские палеонтологи — Коуп, Хайатт, Райдер, Далл, Паккард, Осборн — разработали полную неоламаркистскую теорию, основанную на летописи окаменелостей.

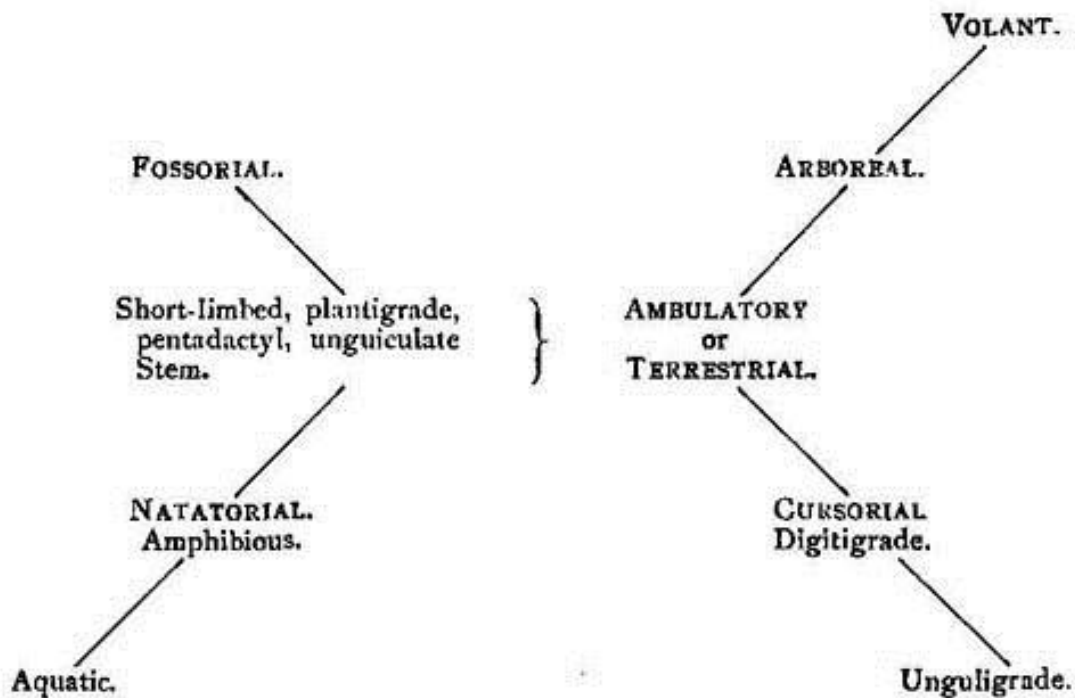
Функциональная точка зрения была выдвинута на первый план в работах великих палеонтологов Л. Рютемейера (1825-1895) и В. О. Ковалевского (1842-83), которые, по-видимому, продолжили великолепную традицию Кювье. Говоря о классических мемуарах Ковалевского "*Версификация окаменелостей природы*", Осборн [552] пишет: "Эта работа представляет собой образцовое объединение детального изучения формы и функции с теорией и рабочей гипотезой. Он рассматривает ископаемое не как окаменелый скелет, а как принадлежащее движущемуся и питающемуся животному; каждый сустав и грань имеют значение, каждый выступ - определенное значение. Поднимаясь к философии вопроса, он приводит механическое совершенство и адаптивность различных видов в соответствие с окружающей средой, с изменениями травостоя, с интродукцией травы. В этом обзоре конкуренции он размышляет о причинах возникновения, распространения и вымирания каждой группы животных. Другими словами, с ископаемыми четвероногими обращаются *биологически* — насколько это возможно в безвестности прошлого" (стр. 8). Такой же высокой оценки с полным основанием можно было бы удостоить работе Коупа по функциональной эволюции различных типов скелета конечностей у позвоночных и эволюции зубов, а также работам других американских палеонтологов, включая самого Осборна.

Закон "адаптивного излучения" Осборна, который ссылается на закон дивергенции Дарвина, [553] представляет собой блестящее подтверждение функциональной точки зрения. "Согласно

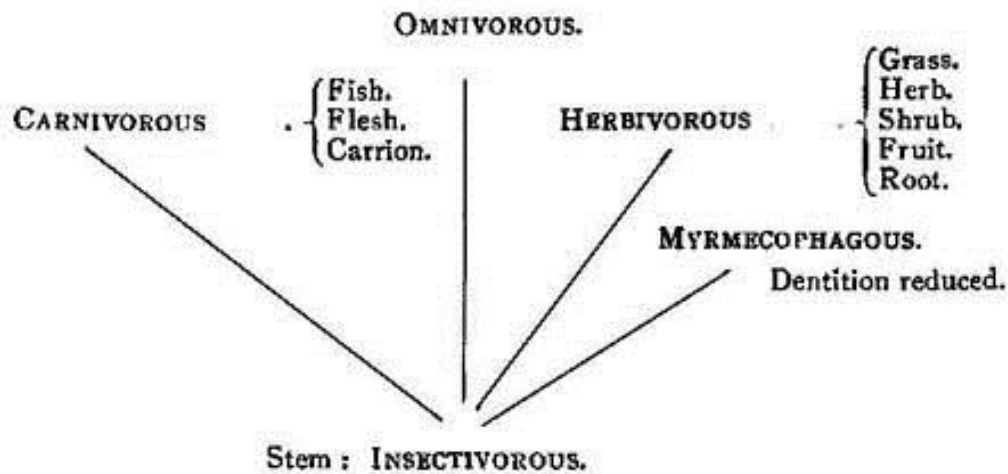
этому закону, каждый изолированный регион, если он большой и достаточно разнообразный по своей топографии, почве, климату и растительности, даст начало разнообразной фауне млекопитающих. От примитивных центральных типов ветви будут отходить во всех направлениях, с зубами и хватательными органами, модифицированными для использования любой возможной возможности добывания пищи, а также для адаптации тела, конечностей и ступней к среде обитания любого вида, как показано на диаграмме [на стр. 363]. Чем больше регион и чем разнообразнее условия, тем больше в результате будет разнообразие млекопитающих.

"Самые примитивные млекопитающие, вероятно, были мелкими насекомоядными или всеядными формами, следовательно, с простыми зубами с короткими коронками, медленно передвигающимися, наземными или древесными, и с короткими лапами, снабженными когтями. В поисках пищи и избегания врагов в различных средах обитания конечности и ступни расходятся в четырех различных направлениях; они либо становятся *ископаемыми*, либо адаптируются к роющим привычкам, *водным*, либо адаптируются к *земноводным* и, наконец, к *водным* привычкам, *беглым*, либо адаптируются к быстрому передвижению по суше, *древесным*, либо адаптируются к жизни на деревьях. Жизнь на деревьях приводит, в качестве своей заключительной стадии, к

LIMBS AND FEET.



TEETH.



типы парашютов белок-летяг и фалангеров или настоящие типы полетов летучих мышей.... Аналогично в случае с зубами насекомоядные и всеядные типы, по-видимому, являются более центральными и древними, чем исключительно плотоядные или травоядные типы. Таким образом, крайности плотоядной адаптации, как в случае с кошками, всеядной адаптации, как в случае с медведями, травоядной адаптации, как в случае с лошадьми, или мирмекофагной адаптации, как в случае с муравьедами, все вторичны" (*цитата*, стр. 23-4).

Теперь мы подошли к концу нашего исторического обзора проблем формы. Каким будет дальнейший курс морфологии, никто не может сказать. Но кто-то может рискнуть высказать мнение, что нынешнее столетие станет свидетелем возврата к более простому и смиренному отношению к великим нерешенным проблемам животного мира. Догматический материализм

и догматические теории эволюции в прошлом имели тенденцию закрывать нам глаза на сложность и загадочность жизненных явлений. Нам нужно смотреть на живые существа новыми глазами и с более искренним сочувствием. Тогда мы увидим в них активных, живых, страстных существ, подобных нам самим, и постараемся в нашей морфологии интерпретировать, насколько это возможно, их форму с точки зрения их активности.

Это то, что пытался сделать Аристотель, а за ним последовала череда выдающихся умов. Мы сделаем все возможное, чтобы получить от них всю возможную помощь.

[519] Смотрите превосходную книгу Э. Б. Уилсона "Клетка в развитии и наследовании", Нью-Йорк и Лондон, 1900.

[520] Q.J.M.S., xxvi. 1886.

[521] Биологические лекции Вуда Холла за 1893 год.

[522] Arch. f. Ent.-Mech., i., стр. 380-90, 1895.

[523] Beiträge zur Kritik der Darwinschen Lehre, Leipzig, 1898.

[524] См. Э. Б. Уилсон, "Эмбриологический критерий гомологии", Биологические лекции Холла Вуда, Бостон, стр. 101-24, 1895; Braem, Biol. Centrblt., xv., 1895; Т. Х. Морган, Arch. f. Ent.-Mech., xviii.; Дж. У. Дженкинсон, Память. Манчестерская литература. Phil. Soc., 1906, и Эмбриология позвоночных, Оксфорд, 1913; А. Седжвик, статья "Эмбриология" в энциклопедии. Брит., стр. 318, т. xi., 11-е изд. (1910).

[525] Подробное рассмотрение этого важного вопроса см. В замечательном томе Э. Шульца (Петроград), Принципы рациональной эмбриологии, Лейпциг, 1910.

[526] "Философия", Bull. Sci. France et Belgique, xxxix., стр. 153-87, 1905.

[527] Проблема эволюции. La loi biogénétique fondamentale, Paris and Montpellier, 1908.

[528] Vergleichung des Entwicklungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei Wirbeltieren, Jena, 1891.

[529] Цитируется Кейбелом, Эрgebn. Anat. Entw., vii., стр. 741.

[530] "Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines," Schwalbe's Morphol. Arbeiten, iii., 1893, and v., 1895.

Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Schweines, Jena, 1897.

"Das biogenetische Grundgesetz und die Cenogenese," Ergebn. Anat. Entw., vii., стр. 722-92, 1897.

"U. d. Entwicklungsgrad der Organe," Handb. vergl. anat. Entwickl. der Wirbelthiere, iii., 3, pp. 131-48, 1906.

[531] "Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer," Arch. Anat. Entw., 1889.

[532] "Умирает индивид. Вариант d. Wirbeltierembryo," Morph. Arbeit., v., 1895.

[533] "U. Переменная u . Wachstum d. embryonalen Körpers," *Morph. Jahrb.*, xxiv., 1896.

[534] "Гастрюляция u. Keimblätterbildung der *Emys lutaria taurica*," *Morph. Arbeit.*, i., 1891.
"Кайногенез", *Морф. Arbeit.*, vii., стр. 1-156, 1897, а также отдельно. *Biomechanik, erschlossen aus dem Prinzip der Organogenese*, Jena, 1898.

[535] Этот закон был предвосхищен Райхертом в 1837 году, когда он писал: "При нашем исследовании эмбрионов различных форм животных мы замечаем, что именно те органы, те системы, которые у полностью развитого индивидуума особенно совершенны, в своих самых ранних зачатках, а также на протяжении всего хода их развития проявляются с наиболее поразительной отчетливостью" (*Архив Мюллера*, стр. 135, 1837). Смотрите также его *статью. Корф. nackt. Амфибия.*, стр. 198, 1838. Ратке также отмечает, что удлинённая форма змеи проявляется даже на очень ранних эмбриональных стадиях (*Entwick. Болтовня.*, стр. 111, 1839).

[536] Цитируется Кейбелом (стр. 790, 1897) из "*Биомеханика*".

[537] "*Целле и Гебе*", Йена, 1898, и последующие издания этого учебника, опубликованные под названием "*Всеобщая биология*". *Die Entwicklung der Biologie im neunzehnten Jahrhundert*, Jena, 1900, 2nd ed., 1908. "Ueber die Stellung der vergl. Entwicklungslehre zur vergl. Anatomie, zur Systematik und Descendenztheorie," *Handb. vergl. опыт. Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, iii., 3, pp. 149-80, Jena, 1906. (1906, b). Также в Первой части тома I. (1906, a).

[538] *Эссе по классификации*, Лондон, 1859.

[539] *Unsere Körperform*, Лейпциг, 1874.

[540] *Q.J.M.S.*, xxxvi., стр. 35-52, 1894.

[541] Цитируется Хертвигом. См . также K. Goebel, "Die Grundprobleme der heutigen Pflanzenmorphologie," *Biol. Центрбл.*, xhv., стр. 65-83, 1905.

[542] Это также подчеркивается Флейшманом в его критическом исследовании эволюционной морфологии, озаглавленном "*Теория происхождения*", Лейпциг, 1901.

[543] То же замечание применимо к основной массе предположений о факторах эволюции, за исключением вклада, внесенного в теорию эволюции профессиональными палеонтологами, такими как Коуп.

[544] "*Превращения животных мира*", Париж, 1907.

[545] "*Малакология против палеоконхологии*", *Сборник. Малакологический сборник.*, viii., стр. 66-83, 1908.

[546] В частности, Э. Перье, "Тахигенеза", *Ann. Sci. nat. (Зоол.)* (8), xvi., 1903.

[547] *Монацбер. к. акад. Висс.*, Берлин, стр. 474-504, 1866.

[548] *Геогностика. и. Палеонтология. Beiträge*, ii., Heft 2, pp. 181-256, 1869.

[549] *Abhand. k.k. Geol. Reichsanstalt*, vii., Wien, 1875.

[550] Доводы в пользу полифилетизма очень убедительно приводит Г. Штайнманн в своей книге "Геологический фундамент Абстамунгсхейде", Лейпциг, 1908.

[551] Этапы этого хронологического изменения были названы Ваагеном "мутациями".

[552] Эпоха млекопитающих в Европе, Азии и Северной Америке, Нью-Йорк, 1910.

[553] Происхождение видов, 6-е изд., глава IV.

НАПЕЧАТАНО ОЛИВЕРОМ И БОЙДОМ,
ЭДИНБУРГ, ШОТЛАНДИЯ

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ. Автор Дж. Артур Томпсон, магистр права, региональный профессор естественной истории Абердинского университета. С многочисленными иллюстрациями. **9с. net.**

Содержание

Наследственность и наследование: определено и проиллюстрировано-Физическая основа наследования-Наследственность и изменчивость-Распространенные способы наследования-Реверсия и родственные явления-Телегония и другие спорные вопросы-Передача приобретенных признаков-Наследственность и болезни-Статистическое изучение наследования-Экспериментальное изучение наследования-История теорий наследственности и наследования-Наследственность и развитие-Наследственность и пол-Социальные аспекты биологических результатов-Библиография-Предметный указатель к библиографии-Index.

"Все мы знаем научные книги, которые следовало бы читать с удовольствием, но к которым мы обращаемся с опаской. Полные, возможно, новых фактов и идей, они выражены так, что вызывают скуку. "Наследственность" принадлежит к другой категории. Тот, кто бежит, может читать, даже если он новичок, а тот, кто читает, вероятно, не перестанет бежать, пока не прочтет последнюю страницу". - *Природа*.

"Это, безусловно, лучшая современная книга по наследственности, которую можно рекомендовать студентам и просто любознательным людям". - *Прогресс науки*.

" Может рассматриваться как стандартная справочная работа по этому вопросу. Как юридическое изложение чрезвычайно сложного и противоречивого предмета, оно виртуозно, в то время как в плане ясности изложения ему нет равных". - *Знание*.

ПОСЛЕДНИЕ ДОСТИЖЕНИЯ В ИЗУЧЕНИИ ИЗМЕНЧИВОСТИ, НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ЭВОЛЮЦИИ. Автор: Роберт Х. Локк, магистр медицины, бывший сотрудник колледжа Гонвилл и Кайус в Кембридже, ныне заместитель директора Королевского ботанического сада на

Цейлоне. С портретами и другими иллюстрациями. Исправлено Л. Донкастером, D.Sc., F.R.S. С биографической справкой Беллы Сидней Вульф (миссис Р. Х. Лок). Crown 8vo.

МИКРОСКОПИЯ. Конструкция, теория и использование микроскопа. Эдмунд Дж. Спитта, F.R.A.S., F.R.M.S. и др. С многочисленными диаграммами и иллюстрациями. Второе издание. **12s. 6d. нетто.**

"Давайте поспешим призвать каждого изучающего микроскоп, желающего получить полное представление о его принципах, возможностях и недостатках, и каждого пользователя прибора, желающего получить справочную работу, к которой он может обратиться за объяснением какого-либо необъяснимого оптического явления или за подробностями о современном аппарате, без промедления приобрести экземпляр книги мистера Спитты". -*Природа*.

КОНВЕРГЕНЦИЯ В ЭВОЛЮЦИИ. Автор: Артур Уилли, D.Sc. (Lond.); Достопочтенный магистр (Cantab.); F.R.S. С диаграммами. Деми 8vo. **7с. 6д. нетто.**

Эта работа объединяет некоторые разрозненные факты параллельного развития внешней формы и внутренней структуры в животном царстве, представляя новые случаи и свежие интерпретации. В целом это оригинальный вклад в теорию органической эволюции с особым упором на формы животной жизни.

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ ПРИОБРЕТЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У РАСТЕНИЙ. Аспект истинного дарвинизма, основанный на личных наблюдениях и экспериментах. Преподобный проф. Дж. Джордж Хенслоу. С иллюстрациями. Деми 8vo. **6с. нетто.**

СПРАВОЧНИК ПО ФИЗИОЛОГИИ. Автор: У.Д. Халлибертон, доктор медицинских наук, профессор физиологии Королевского колледжа в Лондоне. Одиннадцатое издание, являющееся двадцать четвертым изданием Киркса. С почти семьюстами иллюстрациями, включая несколько цветных табличек. Крупная крона 8в. **15с. чистая.**

"Одно из лучших пособий для студентов, которыми мы располагаем ... эта книга в высшей степени заслуживает доверия и станет ценным фундаментом для больших трактатов по физиологии и введением к ним". —*Ланцет*.

БАКТЕРИОЛОГИЯ МОЛОКА. Авторы: Гарольд Суизинбанк из Лаборатории бактериологических исследований в Дареме и сэр Джордж Ньюман, доктор медицинских наук, главный врач Управления образования. Также со специальными главами доктора Ньюмана о распространении болезней с молоком и контроле за поставками молока. С многочисленными иллюстрациями. Королевский 8во. **25с. нетто.**

"Должно найти место в библиотеке каждого медицинского работника здравоохранения и каждого производителя молока. Научные по методу и доходчивые по изложению, авторы дали нам действительно бесценный учебник". -*Зритель*.

БАКТЕРИОЛОГИЯ И ОБЩЕСТВЕННОЕ ЗДРАВООХРАНЕНИЕ. Автор: сэр Джордж Ньюман, доктор медицинских наук, профессор, главный врач Совета по образованию. С иллюстрациями. Средний 8в. **21с. нетто.**

"Настоящая работа, хотя и является номинально третьим изданием книги "Бактерии в связи с природопользованием, промышленными процессами и общественным здравоохранением",

фактически является новой книгой, написанной с целью предоставить все, что необходимо знать изучающему гигиену и сотруднику здравоохранения, в той мере, в какой этого требуют повседневные проблемы санитарии и профилактической медицины.... Доктор Ньюман проделал хорошую работу, подготовив трактат, который ставит на службу обществу то, что известно по всем этим темам ". —*Daily Telegraph*.

НЕДАВНЕЕ РАЗВИТИЕ ФИЗИЧЕСКОЙ НАУКИ. Автор: W.C.D. Whetham, M.A., F.R.S. Illustrated. Крупная корона 8в. **5с. чистая.**

Философская основа физической науки—Сжижение газов и абсолютный ноль температуры—Плавление и затвердевание—Проблемы решения—Проведение электричества через газы—Радиоактивность-Атомы и эфир—Астрофизический индекс.

ЦАРСТВО ПРИРОДЫ. Очерк физиографии. Автор Х.Р. Милл, D.SC Доктор юридических наук, директор Британской организации по дождевым осадкам. Второе издание. Переработано и полностью обновлено. С 19 цветными картами и 73 иллюстрациями в тексте. Заводная головка 8в. **5с. нетто.**

"Доктора Милла следует поздравить с тем, что теперь его информация, насколько позволял объем, полностью обновлена. Наиболее яркими чертами работы являются ее всесторонность и лаконичность.... Действительно, было бы трудно указать на какую—либо другую английскую работу по физиографии, дающую столько достоверного материала в столь же сжатой форме, но столь же читабельной". —*Athenæum*.

ПРИРОДА И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФИОРДОВ. Дж.У. Грегори, D.Sc., Ф.Р.С., Автор книги "Мертвое сердце Австралии". С иллюстрациями. Деми 8во. **16с. нетто.**

Профессор Т.Г. Бонни пишет в " *Природе*", 12 февраля 1914 г.: "Но мы должны завершить, и сделать это, выразив ему нашу сердечную благодарность за эту замечательную историю фьордов и других форм морских заливов. Это будет большим подспорьем для студентов, поскольку это настоящая энциклопедия, полная важных фактов".

МЕХАНИЗМ, ЖИЗНЬ И ЛИЧНОСТЬ. Изучение механистической теории жизни и разума. Автор: Дж.С. Холдейн, доктор медицины, магистр права, член-корреспондент Нью-колледжа и читатель курса физиологии Оксфордского университета. Заводная головка 8во. **2с. 6d. чистая.**

"Доктору Холдейну удалось вместить огромное количество знаний и мыслей в объем небольшого тома. Сложность его тем ни на мгновение не предавала его двусмысленности ни в мысли, ни в выражении, и всепроникающему искушению сбиться с пути, неспособности сопротивляться, которое составляет слабость столь многих в остальном прекрасных работ этого класса, он сопротивлялся наиболее успешно. Ясность книги справедливо можно назвать замечательной". —*Sunday Times*.

СЕРИЯ "ПРОГРЕССИВНАЯ НАУКА "

ИНТЕРПРЕТАЦИЯ РАДИЯ. Фредерик Содди, магистр медицины, независимый преподаватель физической химии и радиоактивности в Университете Глазго. С иллюстрациями. 6s. *net*.

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ. Автор: Дж. Артур Томсон, магистр, региональный профессор естественной истории в Университете Абердина. Иллюстрированный. 9s. *net*.

ПРОБЛЕМА ВОЗРАСТА, РОСТА И СМЕРТИ. Изучение цитоморфоза. Чарльз С. Майнот, доктор права (Йель, Торонто), D.Sc. (Оксфорд). Иллюстрированный. 6s. *net*.

СОЛНЕЧНАЯ СИСТЕМА. Исследование недавних наблюдений. Чарльз Лейн Пур, профессор астрономии Колумбийского университета. Иллюстрированный. 6s. *net*.

ПРОБЛЕМЫ ЖИЗНИ И РАЗМНОЖЕНИЯ. Автор: Маркус Хартог, магистр медицины, D.Sc, профессор биологии в Университете Корка. Иллюстрированный. 7s. * 6d. *net*.

КЛИМАТ. Рассматривается особенно применительно к человеку. Роберт Декурси Уорд, доцент кафедры климатологии Гарвардского университета. Иллюстрированный. 6s. *net*.

ГИГИЕНА НЕРВОВ И РАЗУМА В СОСТОЯНИИ ЗДОРОВЬЯ И БОЛЕЗНИ. Автор: Август Форел, доктор медицины, Перевод с немецкого А. Аткинс. Иллюстрированный. 6s. *net*.

ИНФЕКЦИЯ И ИММУНИТЕТ. Джордж С. Стернберг, доктор медицины, доктор права 6s. *net*.

ЗВЕЗДЫ. Исследование Вселенной. Профессор Саймон Ньюкомб. Иллюстрированный. 6s. *net*.

КНИГА КИТОВ. Ф.Э. Беддарт, магистр искусств, F.R.S. (Редактор). Иллюстрированный. 6s. *net*.

ИЗУЧЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА: Введение в этнологию. Автор: профессор А.К. Хэддон, D.SC, M.A., M.R.I.A. Illustrated. 6s. *net*.

ОСНОВЫ НАУКИ. Изучение эпистемологии. Автор: Сент-Джордж Майварт, доктор медицины, F.R.S. 6s. *net*.

ЗЕМНАЯ СКУЛЬПТУРА, или Происхождение наземных форм. Автор: профессор Гейки, доктор философии, F.R.S. Illustrated. 6s. *net*.

РАЗВИТИЕ РЕК. Как показано на примере рек Северной Америки. Профессор И.К. Рассел. Иллюстрированный. 6s. *net*.

ВУЛКАНЫ: их строение и значение. Автор: профессор Бонни, D.SC, F.R.S. Illustrated. 6s. *net*.

ЗЕМЛЕТРЯСЕНИЯ В свете новой сейсмологии. Автор: Кларенс Э. Даттон, Иллюстрированный журнал Major U.S.A.. 6s. *net*.

Жизнь и труды ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВИДОВ ПОСРЕДСТВОМ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА. 6s. *net*. Популярное издание. 2s. 6d. *net*. Также в бумажных обложках, 1 шт. *нетто*.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА И ОТБОР ПО ПРИЗНАКУ ПОЛА. С иллюстрациями. 3s. 6d. *net*.

РАЗНОВИДНОСТИ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ При ОДОМАШНИВАНИИ. Гравюры на дереве. В 2 т. 15s. *net*. Популярное издание. 7s. 6d. *net*.

ВЫРАЖЕНИЕ ЭМОЦИЙ У ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ. С иллюстрациями. 9s. *net*. Популярное издание. 3s. 6d. *net*.

РАЗЛИЧНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ, С ПОМОЩЬЮ КОТОРЫХ НАСЕКОМЫЕ УДОБРЯЮТ ОРХИДЕИ. Гравюры на дереве. 7s. 6d. *net*. Популярное издание. 3s. 6d. *net*.

ДВИЖЕНИЯ И ПРИВЫЧКИ ВЫЮЩИХСЯ РАСТЕНИЙ. Популярное издание. 3s. 6d. *net*.

НАСЕКОМОЯДНЫЕ РАСТЕНИЯ. Популярное издание. 3s. 6d. *net*.

СКРЕЩИВАНИЕ И САМООПЛОДОТВОРЕНИЕ В РАСТИТЕЛЬНОМ ЦАРСТВЕ. 9s. *net*.

РАЗНЫЕ ФОРМЫ ЦВЕТКОВ НА РАСТЕНИЯХ ОДНОГО И ТОГО ЖЕ ВИДА. 7s. 6d. *net*.

ОБРАЗОВАНИЕ ПЛЕСЕНИ НА ОВОЩАХ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ЧЕРВЕЙ. Иллюстрации. 6s. *net*. Популярное издание. 3s. 6d. *net*.

ДНЕВНИК НАТУРАЛИСТА ВО ВРЕМЯ КРУГОСВЕТНОГО ПУТЕШЕСТВИЯ НА ПАРУСНИКЕ "БИГЛЬ". Со 100 иллюстрациями. Средний 8vo. 21s. *net*. Популярное издание. С 16 полностраничными таблицами. 2s. 6d. *net*.

ЖИЗНЬ и ПИСЬМА ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА. С автобиографической главой. Под редакцией ФРЭНСИСА ДАРВИНА, F.R.S. С 3 портретами и иллюстрациями. 3 тома. 8vo. 36с.

ЧАРЛЬЗ ДАРВИН: Автобиография. С выборками из его писем ФРЭНСИСА ДАРВИНА. Портрет, 7s. 6d. *net*. Популярное издание. 2s. 6d. *net*.

ЕЩЕ ПИСЬМА ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА. Отчет о его работе в серии неопубликованных писем. Под редакцией ФРЭНСИСА ДАРВИНА и А.К. СЬЮАРДА. С портретами. 2 тома. Деми 8vo. 32с. *нетто*.

СРЕДСТВА ДЛЯ УЛУЧШЕНИЯ КРОВООБРАЩЕНИЯ. Автор: сэр Т. Лаудер Брантон, доктор медицинских наук, магистр права, F.R.C.P., F.R.S., врач-консультант больницы Святого Варфоломея. Новое и переработанное издание. С иллюстрациями. **5s. нетто.**

В это новое издание добавлено так много материала, что книга была практически переписана заново. Он предназначен для дополнения, а не для замены обычных учебников, касающихся тиража.

ПРОФИЛАКТИКА МАЛЯРИИ. Автор: сэр Рональд Росс, K.C.B., F.R.S. и др. При участии двадцати ведущих экспертов. С иллюстрациями. Деми 8vo. **21с. нетто.**

"Совершенно обоснованный и всеобъемлющий трактат; сэр Рональд Росс и его коллеги создали работу, достойную их высокой репутации. Изучающий малярию во всех отношениях найдет в этой работе наиболее полное изложение предмета в медицинской литературе". — *Ланцет*.

ДОМАШНЯЯ МУХА: Переносчик болезней. Описание ее опасной деятельности и средств ее уничтожения. Автор Лиланд О. Ховард, доктор философии. С многочисленными иллюстрациями. **6s. Нетто.**

В этой книге глава Бюро энтомологии США излагает полную информацию об этой мухе.

После описания природы обыкновенной комнатной мухи, ее привычек и методов размножения он доказывает свою непричастность к ней как к переносчику болезней и переходит к тому, что будет наиболее интересным разделом для большинства читателей — к средствам правовой защиты и профилактическим мерам. Особое внимание уделяется возможностям действий сообществ с предложениями относительно организации, рекламы, привлечения внимания детей и работы Советов здравоохранения.

РАБОТЫ ЭДВАРДА ХЭЛФОРДА РОССА,

М.Р.С.С. (англ.), L.R.C.P. (англ.).

Из Исследовательского центра Джона Говарда Макфаддена; Института профилактической медицины Листера, Лондон; и когда-то сотрудник Службы здравоохранения Порт-Саида, района Суэцкого канала и Каира.

СОКРАЩЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ДОМАШНИХ КОМАРОВ. Инструкции для использования муниципалитетами, городскими советами, работниками здравоохранения, санитарными инспекторами и жителями стран с теплым климатом. Деми 8во. **5с. нетто.**

СОКРАЩЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ДОМАШНИХ МУХ. С иллюстрациями. Деми 8во. **5с. нетто.**

ЛОНДОН: ДЖОН МЮРРЕЙ, АЛБЕМАРЛ-СТРИТ, У.